Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae

---

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Alcide GERBER

aus **RIEHEN** (Basel-Stadt)

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1939

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546708_0030

Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae

---

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Alcide GERBER

aus **RIEHEN** (Basel-Stadt)

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1939

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren A. Portmann und Ed. Handschin.

Basel, den 1. März 1938.

Prof. M. Reinhard,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Bd. 46, No. 7, Jahr 1939.

CURRICULUM VITAE

Am 15. März 1911 wurde ich, Alcide Gerber, von Riehen, in Basel geboren als Sohn des Tramführers August Gerber und seiner Gattin Elisabeth geb. Müller.

Nach der Primarschule besuchte ich die ehemalige Realschule Basel von 1921—1929. Im Frühjahr 1929 erhielt ich das eidgenössische Maturitätszeugnis. Anschliessend studierte ich an der Universität Basel von 1929—1938.

Im Herbst 1932 bestand ich die Fachprüfung und nach einem weiteren Semester die pädagogische Prüfung zur Erlangung des Basler Mittellehrerdiploms.

Von 1934—1936 war ich 2. Assistent an der Zoologischen Anstalt der Universität. Seit 1934 bin ich als Biologie- und Geographielehrer an der Privatschule Minerva in Basel beschäftigt und seit 1935 erteile ich am Realgymnasium Basel Mathematik-, Biologie- und Geographieunterricht.

Ich besuchte Vorlesungen und Übungen bei den folgenden Herren Professoren und Dozenten: P. Buchner, R. Doerr, R. Flatt, R. Geigy, P. Häberlin, A. Hagenbach, E. Handschin, H. Hediger, F. Jaeger, A. Ostrowski, A. Portmann, H. Rupe, O. Schüepp, G. Senn, F. Speiser, O. Spiess, W. Vischer, P. Vosseler, F. Zschokke.

Die Dissertation verfasste ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. Adolf Portmann.

Tome 46, nº 7. — Avril 1939.

Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae

von

A. GERBER
Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Mit Tafeln 1 bis 3, 37 Textfiguren und Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seiten

Einleitung 162

Material 163

Methode 163

I. Hauptteil: Die Embryonalpterylose der *Alectoromorphae* . . 165
A. Die Embryonalpterylose von *Gallus domesticus* . . . 166
B. Die Embryonalpterylose von *Vanellus cristatus* . . . 195
C. Vergleich *Vanellus-Gallus* 218
D. Die Embryonalpterylose von *Fulica atra* L. 220
E. Vergleich *Fulica-Vanellus-Gallus* 239
F. Die Embryonalpterylose der *Laridae* 241
G. Zusammenfassung: *Laridae* 261

II. Hauptteil: Die Postembryonalpterylose der *Alectoromorphae.* 267
A. Die Postembryonalpterylose von *Gallus domesticus* . . 267
B. Die Postembryonalpterylose von *Vanellus cristatus* . . 278
C. Die Postembryonalpterylose von *Fulica atra* L. . . . 282
D. Die Postembryonalpterylose der *Laridae* 287

Diskussion der Ergebnisse 294
A. Ausbreitungsgesetze in den Anlagenzentren und Sukzession der 3 Federfolgen. 296
B. Rain-Flurenproblem, Symmetrie- und Achsenverhältnisse 309
C. Reduktionsvorgänge bei der 1. und 2. Federfolge . . 311

Zusammenfassung 316

Literatur 320

Einleitung.

Das Federkleid der Vögel hat schon sehr frühzeitig eine intensive und mannigfaltige Erforschung erfahren. Nicht nur die Einzelfeder, deren morphologische und histologische Untersuchung Gegenstand zahlreicher umfassender Arbeiten war und die auch in ihrem postembryonalen und adulten Zustand häufig und nach den verschiedensten Methoden dargestellt wurde (Jones, Schaub, etc.) fand zahlreiche Beschreiber, sondern auch die Zusammenfassung einzelner Federn zu genau umschriebenen Federgruppen und Federbezirken und deren Verteilung im adulten Zustand des Tiers wurde mehrfach untersucht. Unter den Bearbeitern der adulten Pterylose ist vor allem Nitzsch (1840) mit seinem System der Pterylographie hervorzuheben.

Es ist daher umso erstaunlicher, dass trotz dieser starken Berücksichtigung der Pteryloseverhältnisse in der Literatur sozusagen keine ausführlichen Darstellungen der embryonalen und frühen postembryonalen Pterylosen zu finden sind, in denen über die Beschreibung der Einzelfeder hinaus eine Darlegung der Anlagenverteilung über die embryonalen Hautbezirke und eine Untersuchung ihres Zusammenhangs mit der adulten Pterylose zu treffen wäre.

Alle bisherigen Arbeiten waren entweder sehr stark mit dem Problem des phylogenetischen Übergangs zwischen Feder und Schuppe verknüpft oder sie begnügten sich damit, an Hand unzureichenden Beobachtungsmaterials, das zu oft nur aus einigen wenigen Embryonalstadien bestand, festzustellen, die embryonale Anlagenverteilung entspreche „weitgehend" dem adulten Zustand. Diesen Mangel an genügendem Tatsachenmaterial stellten wir schon in unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) über die embryonale Entwicklung des Gefieders des Haubentauchers fest, und wir stellten damals auch eine vergleichende Untersuchung über die Pterylosen einiger Nestflüchter in Aussicht. Diese Untersuchungen sollen nun in der vorliegenden Arbeit in ausführlicher, monographischer Darstellung zusammengestellt werden.

Die Arbeit wurde an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel ausgeführt unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann. Für seine reichen Anregungen und mannigfaltigen Unterstützungen und für das grosse Interesse, das er meinen

Untersuchungen immer entgegengebracht hat, bin ich meinem verehrten Lehrer zum grössten Dank verpflichtet.

Material.

Das embryonale Material für die vorliegenden Untersuchungen wurde ausnahmslos im Laboratorium erbrütet. Die *Gallus*-Embryonen entstammen einer Zucht von Barneveldern. Die Eier von *Vanellus* wurden aus Holland bezogen. Diejenigen von *Larus* stammten z.T. aus dem Uznacherried (Linthebene) z.T. aus dem Wollmatingerried (Untersee). Die *Sterna*- und *Fulica*-Embryonen konnten aus Eiern gewonnen werden, die ebenfalls im Wollmatingerried gesammelt wurden. Es handelt sich dabei um ein Sammelmaterial, das ausschliesslich von ersten Gelegen genommen wurde, die in jenem Naturschutzgebiet, wie aus der langjährigen Erfahrung von Herrn Dr. Noll hervorgeht, regelmässig durch das Hochwasser des Untersees alljährlich zu Grunde gehen. Durch seine Vermittlung, für die ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danken möchte, erhielt ich von der Anstalt für Bodenseeforschung und von der Landesnaturschutzstelle Karlsruhe in verdankenswerter Weise die entsprechende Sammelerlaubnis.

Die postembryonalen Beobachtungen konnten für *Gallus* an Hand des Aufzuchtmaterials einer Hühnerfarm gewonnen werden.

Für die *Vanellus*- Beobachtungen wurde eine Reihe von Jungen im Laboratorium vom Schlüpfen weg bis zur vollen Ausbildung des Jugendgefieders gross gezogen.

Dasselbe gilt auch für *Larus*, *Sterna* und *Fulica*, deren Aufzucht in zahlreichen Exemplaren durchgeführt wurde und ein reiches Beobachtungsmaterial lieferte.

Bei diesen Aufzuchten erhielt ich sehr wertvolle Unterstützung einerseits durch Herrn Dr. Noll, der mir aus seiner Aufzuchterfahrung zahlreiche Ratschläge erteilen konnte, und andererseits durch den Basler Zoologischen Garten, in dem ebenfalls zahlreiche Jungtiere betreut wurden. Ihm, sowie Herrn Dir. Wendnagel, schulde ich grossen Dank für ihr Entgegenkommen.

Methode.

Die Durchsicht der früheren Literaturangaben über embryonale Pterylosen hat uns vor allem zu der Einsicht geführt, dass es

sinnlos ist, aus wenigen Einzelstadien Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Federtypen und Federfolgen ableiten zu wollen, da die Wachstums- und Bildungsvorgänge während der Embryonalperiode viel zu kompliziert ablaufen, als dass man ein beliebig herausgegriffenes Embryonalstadium als Repräsentant der gesamten embryonalen Anlagenverteilung auffassen dürfte.

Es wurde daher für die Darstellung der Embryonalpterylose einer bestimmten Art eine zeitlich möglichst lückenlose Reihe von Stadien verwendet. Innerhalb der für die Federbildung in Betracht kommenden Periode finden sich in unseren Beobachtungsserien keine Lücken, die mehr als 24 Stunden Brutzeit umfassen würden.

Die Altersbestimmung der einzelnen Stadien machte bei den Hühner- und Kiebitzembryonen keine Schwierigkeiten, da wir nur frische Eier für die Bebrütung verwendeten. Bei den übrigen Embryonen *(Larus, Sterna* und *Fulica)*, die aus z.T. schon angebrüteten Eiern gewonnen wurden, ergab sich dagegen die Notwendigkeit einer genauen Altersbestimmung. Sie wurde in folgender Weise durchgeführt:

Durch genaue Kontrolle zahlreicher Nester im Wollmatingerried war es möglich, eine Reihe von Eiern auszuwählen, die vollkommen frisch abgelegt waren und die dementsprechend zur Gewinnung genau datierter Embryonalstadien verwendet werden konnten. Zwischen diesen sicher festgelegten Stadien wurden die übrigen, weniger genau bestimmten, durch Vergleich der Körperausmasse und der äusseren morphologischen Kennzeichen eingeordnet.

Innerhalb der so gewonnenen Embryonalserien wurden die Einzelstadien genau beschrieben, gezeichnet und photographiert und die Ergebnisse in einer zusammenfassenden Projektionsdarstellung für grössere Zeitabschnitte gemeinsam erfasst. Dabei unterscheiden wir scharf zwischen 3 Federfolgen, die zeitlich nacheinander folgen und Federelemente ungefähr gleicher Ausbildung und gleichen Schicksals zusammenfassen. In der Darstellung der postembryonalen Pterylosen, die fast ganz auf Beobachtungen am lebenden Tier beruht, legten wir vor allem grossen Wert auf zeitlich lückenlose Aufeinanderfolge der Untersuchungen. Die Tiere wurden in Abständen von 1- maximal 3 Tagen regelmässig mit dem Binokular untersucht. Die Federproben, die ebenfalls in bestimmten Abständen dem Federkleid der Tiere entnommen wurden, gaben bei mikroskopischer Untersuchung Aufschluss über den feineren Bau der entsprechenden Zustände der Federentwicklung.

Erster Hauptteil.

DIE EMBRYONALPTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.

Der erste Hauptteil unserer speziellen Untersuchungen bezieht sich auf die Darstellung einiger Embryonalpterylosen aus der Gadow'schen Grossgruppe der Alectoromorphae.

In unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) wurde ein Vertreter der Colymbimorphae beschrieben. Bei dieser Gelegenheit gingen wir, allerdings erst kurz, auf die wichtigsten Gesetzmässigkeiten in der Verteilung der Federanlagen ein und verwendeten erstmals die Begriffe des Federzentrums und des Federfeldes. Die erste Bezeichnung umfasst einen Hautbezirk, der in der Anlagenentwicklung vorauseilt, der auch im Mittelpunkt der Anlagenausbreitung liegt: die zweite dagegen bezieht sich auf einen Hautbezirk, in dem sich die Anlagen gleichmässig entwickeln und auch ziemlich gleichzeitig auftreten.

In der genannten Arbeit wurden die wichtigsten Verteilungszentren der Federanlagen für *Podiceps cristatus* L. angegeben und gleichzeitig darauf aufmerksam gemacht, dass ausser einer ersten „Federgeneration" eine zweite und wahrscheinlich noch eine dritte gegen Ende der Embryonalzeit auftritt. Diese „Federgenerationen" wollen wir im folgenden als Federfolgen bezeichnen, ein Ausdruck, der sich im weiteren Verlauf der Untersuchungen als der richtigere und weniger zu Verwechslungen mit adulten Bezeichnungen führende erwiesen hat.

In der gleichen Arbeit wurde auch eine vergleichende Untersuchung der embryonalen Pterylosen von Nestflüchtern angekündigt. Diese soll nun im ersten Hauptteil für einige Alectoromorphae (im Sinne Gadow's) durchgeführt werden. Wir wählen als Grundlage unserer Untersuchungen das Gadow'sche System, weil es uns als eines der brauchbarsten gleichzeitig die Möglichkeit gibt, die Ontogenesenübersicht von Portmann (s. Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem, 1935) als Grundlage unserer Arbeitsmethode und als Richtlinie für die Auswahl der zu untersuchenden Vertreter zu verwenden. Wir wählen je 1-2 Vertreter aus den Gruppen 1-3 *(Gallus, Vanellus, Fulica, Larus* und *Sterna)*

der genannten Ontogenesenübersicht und stellen die embryonale Entwicklung der drei Federfolgen (Praepennae, Praeplumae und Praefiloplumae) in ausführlicher Weise dar, wobei in erster Linie auf die Federverteilung und erst in zweiter Linie auf die Entwicklung der Einzelfeder geachtet werden soll.

Daneben werden auch zahlreiche Angaben gemacht, die sich nicht direkt auf die Federentwicklung beziehen, um eine Normierung der Entwicklungsstadien zu erreichen.

A. Die Embryonalpterylose von Gallus domesticus.

Wie schon in der Einleitung betont wurde, betrachten wir als eine wichtige Aufgabe der vorliegenden Arbeit, in ihrem speziellen Teil eine genaue, monographische Darstellung einiger Embryonalpterylosen zu geben. Es sollen nun im ersten Abschnitt am Beispiel des Haushuhnes die grundsätzlichen Begriffe der embryonalen Anlagenverteilung und- ausbildung abgeleitet werden.

Wir wählen das Haushuhn als Ausgangsmaterial unserer Untersuchungen nicht allein aus dem Grunde, weil dieses Material besonders leicht zugänglich ist, sondern aus phylogenetischen Erwägungen, weil die Form *Gallus* zweifellos in der Reihe der Vögel eine Stufe einnimmt, die den Ursprungsformen näher steht als die später zu besprechenden Alectoromorphen.

Dabei ist versucht worden, eine zeitlich möglichst lückenlose, aus dicht aufeinander folgenden Stadien zusammengestellte Beschreibung der Pterylose zu geben. Es muss auf diesen Punkt mit ganz besonderem Nachdruck hingewiesen werden, weil in den bis jetzt vorhandenen Darstellungen von Pterylosen der Embryonalzeit wohl für die Entwicklung der Einzelfeder zeitlich lückenlose Serien beschrieben sind, das gleiche aber für die Darstellung der Federverteilung nicht festgestellt werden kann. Neben den Angaben über das Federkleid werden jeder Beschreibung eines bestimmten Stadiums zahlreiche Angaben über den Gesamthabitus des Embryos (Skleralpapillen, Nickhaut, Schnabelentwicklung, etc.) vorausgeschickt, die den Zweck verfolgen, eine eindeutigere Vergleichsmöglichkeit zu bieten, als es die sonst übliche Angabe der Körperlänge eines Embryos zu tun vermag. Zugleich kann dadurch eine Normierung der Entwicklungsstadien überhaupt vorbereitet

werden. Diese ausführlichen Angaben scheinen vielleicht vorerst vom vorgenommenen Stoffgebiet stark abzuweichen und auch im Hinblick auf die Existenz der KEIBEL'schen Normentafeln eher überflüssig zu sein. Bei genauerer Betrachtung dieser Tafeln zeigt es sich aber, dass die Angaben über das Integument nur sehr spärlich vertreten sind und einen Vergleich der einzelnen Stadien nur schwer ermöglichen, sodass es vielleicht nicht ganz überflüssig ist, die Normierung der Stadien schon nach der äusseren Erscheinung noch etwas weiter zu treiben.

Die Angaben über das erste Auftreten der Federanlagen in einem bestimmten Hautbezirk sind mit Hilfe von Binokularbetrachtung ohne histologische Nachprüfung gewonnen worden, d.h. es sind Angaben über das erste Auftreten von formal klar umschreibbaren Federindividualitäten und beziehen sich nicht auf das erste Erscheinen von Federanlagenleisten überhaupt. Um die Ausbreitung der Anlagen in den einzelnen Bezirken zu veranschaulichen, wurde die Darstellung von zahlreichen Einzelfederbezirken durch eine Projektionsdarstellung (s. Fig. 1 und 2) zusammengefasst, die die untersuchten Stadien bis zum 14. Bruttag in die embryonalen Umrisse des 11. Bruttages projiziert.

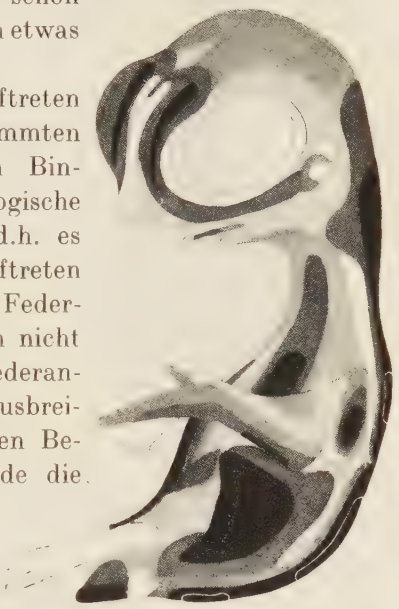


FIG. 1.
Gallus domesticus (Barnevelderrasse).
Schema der Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae) in das Stadium des 11. Bruttages projiziert; die dunkelsten Stellen zeigen das früheste, gut sichtbare Auftreten der Praepennae an.
Seitliche Ansicht.

Die Konstruktion der entsprechenden Begrenzungskurven der Zentren erfolgte durch Vergleich der Zentrenproportionen des jeweils vorliegenden Embryos mit seinem Gesamtumriss, der willkürlich demjenigen des 11. Bruttages gleichgesetzt wurde. Dadurch wird es möglich, auch ältere Stadien (bis zum 14. Bruttag) in das gleiche Schema einzubeziehen. Um die Entwicklung der Einzelanlage durchgehend mit den gleichen Bezeichnungen zu benennen,

werden wir konsequent die auf Figur 3. dargestellten Ausdrücke verwenden:

1. Frühe Höckerstadien sind deutlich individualisierte Anlagen mit noch schwach erhobenem Anlagenmaterial, die in der Aufsicht kreisrund erscheinen.
2. Späte Höckerstadien haben sich weiter über die Haut erhoben und sich bereits nach hinten von der Vertikalen abweichend umgelegt.

Fig. 2. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Schema der Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae) in das Stadium des 11. Bruttages projiziert; die dunkelsten Stellen zeigen das früheste, gut sichtbare Auftreten der Praepennae an.

Dorsalansicht.

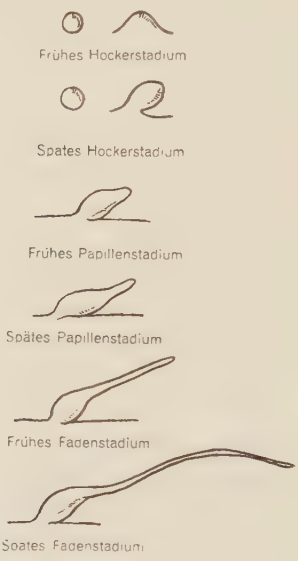


Fig. 3.

Bezeichnungen für die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien der einzelnen Federanlage.

3. Frühe Papillenstadien sind mit einer ersten Andeutung einer Papillenspitze versehen und schnüren sich am Grunde der Anlage leicht ein.
4. Späte Papillenstadien zeigen eine länger ausgezogene Spitze, die allerdings das Längenmass des verdickten Papillenteils nicht übertrifft.
5. Frühe Fadenstadien weisen einen stark in die Länge gestreck-

ten, distalen Anlagenteil auf, der den verdickten Basalteil im Längenausmass übertrifft.

6. Späte Fadenstadien zeigen eine fadenartige Ausbildung des distalen Anlagenteils, der die Länge des verdickten Basalteils um ein mehrfaches übertrifft.

Um die Anordnung der Einzelanlagen und deren Entwicklungsunterschiede unter sich zu charakterisieren, sprechen wir von Zentren der Federverteilung, wenn die Anlagen verhältnismässig dicht geschart und von einem bestimmten, zentralen Gebiet ausgehend nach verschiedenen Richtungen sich über die Fläche ausbreiten und unter sich beträchtliche Unterschiede in der Grössenentwicklung und Differenzierung aufweisen, d.h. wenn bestimmte Stellen eines Hautbezirkes in der Entwicklung vorauseilen. Von Feldern sprechen wir, wenn die Federanlagen sich in einem weiteren Bereich sehr gleichmässig entwickeln.

Diese Definitionen der beiden Typen von Anlagenverteilung, die schon in einer früheren Mitteilung (Portmann und Gerber, 1935) eingeführt wurden, sollen im folgenden auch weiterhin verwendet werden.

Von Feldern wird allerdings bei *Gallus* noch nicht die Rede sein können, da für die untersuchte Form in allen Federbezirken zentrenmässige Ausbreitung nachgewiesen werden konnte.

1. *Embryo vom 6. Tag:* Länge = 8 mm, Extremitäten nur schwach gegliedert, erste schwache Vorwölbung der Nickhautanlage, Nasenöffnung mit der Mundbucht noch in offener Verbindung.

Auf dem Stadium von 6 Tagen finden sich auf dem ganzen Körper noch keine deutlich hervortretenden Federanlagen; die Haut ist grösstenteils glatt gespannt und zeigt nur an einzelnen Stellen (Rückenmittellinie bis Schwanzregion) eine leichte Aufwölbung zu Federanlagenleisten; die Kopfhaut ist dagegen noch vollkommen ungefaltet.

2. *Embryo vom 6½. Tag:* Länge = 12 mm, erstes Auftreten von Skleralpapillen auf der Augenoberfläche: auf jeder Augenfläche je 2 am hintern Augenrand, beide Augen mit schwachen Nickhautanlagen, erste Vorwölbung des Oberschnabels.

Im Gebiet der früher genannten Anlagenleisten sind beim Stadium von 6½ Tagen die ersten deutlich individualisierten Federanlagen zu erkennen. Eine mediane Reihe von 8 genau hintereinander liegenden Federanlagen findet sich im hintern Rückengebiet (s. Fig. 1 u. 2). Sie wird in der hintersten Rückenzone von einer Doppelreihe von 5 Anlagen Längenerstreckung bis in die Schwanzregion fortgesetzt. Ein zweites Anlagengebiet liegt in Form einer Doppelreihe von je 5 Anlagen zwischen den beiden Schulterflächen. Auf den übrigen Hautflächen des Embryos sind keine Federanlagen festzustellen; es sind bloss Federanlagenleisten in der Becken- und Schwanzzone nachweisbar.

3. *Embryo vom 7. Tag:* Länge = 20 mm, Skleralpapillen vermehrt: je 6 Papillen pro Augenfläche, die Gliederung der Extremitäten wird deutlich.

Die Federanlagen haben sich ausgebreitet und zwar von jenen Zonen ausgehend, die wir im letzten Stadium schon genannt hatten, wobei die alten Anlagen durch ihre stärkere Entwicklung hervorstechen, sodass wir nach unserer früheren Definition berechtigt sind von Zentren der Anlagenverteilung zu sprechen. So ist das hintere Rückenzentrum (H.R.Z.) um je eine Reihe zu beiden Seiten der früheren Mittelreihe angewachsen. Die neu hinzugetretenen Reihen sind allerdings erst schwach erkennbar. Das vordere Rückenzentrum (V.R.Z.) hat sich dadurch vergrössert, dass zwischen den beiden 5-er Reihen des letzten Stadiums eine neue Reihe eingeschoben erscheint. Die beiden Zentren sind durch eine schmale Lücke noch getrennt. In den übrigen Zonen sind noch keine differenzierten Federanlagen vorhanden.

4. *Embryo vom 7½. Tag:* Länge = 19 mm, Skleralpapillen: auf beiden Augenflächen je 13, erste Anlage des zukünftigen Eizahns.

Die Federanlagen haben sich in den alten Zentren weiter ausgebreitet und sind in einigen Hautbezirken neu aufgetreten. Das H.R.Z. weist auf beiden Körperseiten je 6 Längsreihen auf, die in Form eines gleichmässig breiten Bandes die Rückenfläche durchgehend bedecken, ohne in der Medianlinie einen „Mittelrain" frei zu lassen. Auf diese Beobachtung muss ganz besonders hingewiesen werden im Zusammenhang mit dem später zu erörternden

Rain-Flurenproblem. Die Anlage des H.R.Z. ist also unpaarig. Die Anordnung der Einzelanlagen innerhalb des Zentrums ist eine auffallend regelmässige, auf orthogonal sich schneidenden Liniensystemen beruhende.

Das V.R.Z. ist auf diesem Stadium mit dem H.R.Z. zu einer Einheit verschmolzen. An der Zusammentrittsstelle der beiden Zentren ist jederseits nur noch eine leichte Einbuchtung festzustellen und zudem ist die Linienführung der Anlagenreihen durch einige Unregelmässigkeiten gestört. Die Breite des V.R.Z. nimmt in der mittleren Halsregion auf 8 Reihen zu. Es erstreckt sich nach vorn bis auf die Höhe der Ohröffnungen. Von diesen beiden zusammenhängenden Zentren getrennt liegt im Beckengebiet ein deutliches Beckenzentrum (B.Z.), das auf beiden Körperseiten ungefähr gleich stark entwickelt ist und aus 7-8 Längsreihen besteht, die ihrerseits von 10-11 Querreihen durchkreuzt werden. Die Anlagen zeigen im caudalen Winkel des Zentrums die stärkste Entwicklung.

Schliesslich ist noch auf jeder Körperseite je ein Schwanzzentrum (Schw.Z.) zu nennen. Es besteht aus zwei Reihen von je 6 Federanlagen, die am caudalen Ende von einer mittleren Anlage (Mittelanlage) begleitet werden. Auch hier ist Zentrencharakter festzustellen, die Trennung von H.R.Z. und B.Z. ist noch vollständig. In den übrigen Hautbezirken finden sich noch keine Federanlagen.

5. *Embryo vom 8½. Bruttag:* Länge = 24 mm, Skleralpapillen: 14 pro Augenfläche, regelmässig ringförmig angeordnet, deutlich abgehobener Eizahn des Oberschnabels, Auswachsen der Nickhaut am oberen Augenrand.

Zu den Zentren des letzten Stadiums, die sich weiterhin ausgebreitet haben, sind als neue die folgenden hinzugekommen: 2 Scheitelzentren (Sch.Z.), 2 Schulterzentren (Schu.Z.), 2 Brustzentren (Br.Z.) und 2 Bauchzentren (Ba.Z.) (s. Fig. 1 u. 2).

Das H.R.Z. hat in der geringen Zeitdifferenz eine Verbreiterung auf 9 Längsreihen pro Körperhälfte erfahren, die einzelnen Anlagenreihen sind auseinandergerückt. Das lässt auf ein ziemlich beträchtliches Flächenwachstum der Haut in lateraler Richtung schliessen, was sich andererseits auch in der Entstehung eines zwar noch kurzen, aber deutlich feststellbaren „Mittelrains", d. h. einer Längslücke von 5 Federanlagen Länge auswirkt. Von dieser

Mittellücke ausgehend, nehmen die Anlagen nach beiden Seiten an Grösse ab.

Das V.R.Z., das zwischen den Schultern eine Breite von 6 Anlagenreihen pro Körperhälfte erreicht hat, verbreitert sich im Gebiet der Oberhalsfläche auf 10 Reihen, in denen die Federanlagen auffallend regelmässig orthogonal angeordnet sind. Die stärksten Anlagen finden sich im caudalen Abschnitt; eine Abnahme der Anlagengrösse zeigt sich in cephaler und lateraler Richtung. Die vordere Grenze des Zentrums liegt immer noch auf der Höhe der Ohröffnungen.

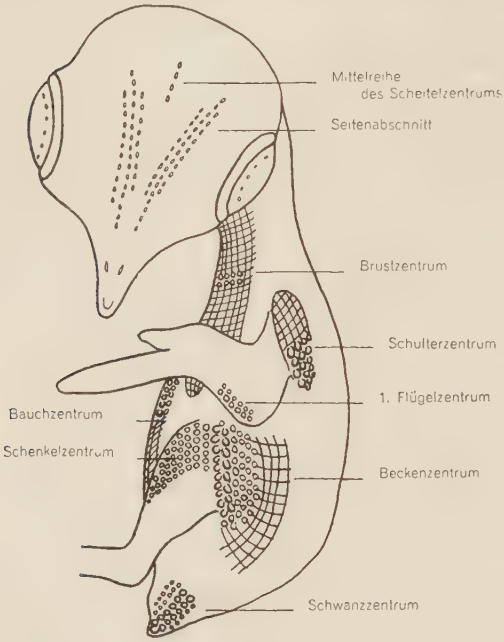


Fig. 4. — *Gallus domesticus.*
Entwicklung und Anordnung der Federanlagen in den frühen Stadien der Zentrenanlage.
(Die Rückenzentren wurden nicht eingezeichnet.)

Im B.Z. lässt sich eine sehr starke Ausbreitung der Federanlagen feststellen, sodass sich die Längs- und Querreihen nun in einem Zahlenverhältnis von 13 : 18 (letztes Stadium 8 : 11) vorfinden. Das ganze B.Z. ist noch vollkommen isoliert von den übrigen Federbezirken.

Zu den bereits geschilderten Anlagen des Schw.Z. (2 Reihen zu 6+1 Mittelanlage) treten nun auf der Ventralseite 2 Reihen von 5 bezw. 6 Anlagen und auf der Dorsalseite eine weitere Reihe von 6 schwachen Anlagen hinzu (s. Fig. 4).

Auf der Brustfläche, unterhalb des Flügelansatzes, tritt als neues ein aus 6-7 schräg verlaufenden Reihen bestehendes Zentrum (Brustzentrum: Br.Z.) auf, dessen Anlagen caudal am stärksten ausgebildet sind, während sie cephal offensichtlich zurückbleiben.

Nach vorn laufen die Federreihen gleichmässig über auf die nackte Hautfläche des Unterhalses, die noch keine Anlagen aufweist.

Vom Br.Z. scharf abgetrennt beobachtet man ein Bauchzentrum (Ba.Z.), das den Nabelansatz jederseits mit einer starken, medianen und zwei schwächeren, daran anschliessenden lateralen Reihen umfasst; es verschmälert sich nach vorn bis auf die mediane starke Reihe und schiebt sich zwischen die beiden Br.Z. ein, ohne sie allerdings vorläufig zu berühren. Die vier Zentren der Ventralfläche sind auf der Mittellinie voneinander abgesondert durch einen „Mittelrain" mit scharfer mittlerer Bauchnaht. Der Ansatz des Oberarmes wird beiderseits durch je ein Schulterzentrum (Schu.Z.) markiert, das aus 9-10 schräg verlaufenden Anlagenreihen (mit 4-5 Anlagen) (s. Fig. 4) zusammengesetzt ist, die ihre stärkste Entwicklung im caudalen Abschnitt zeigen.

Die Kopfoberfläche weist im vorderen Scheitelgebiet je ein seitliches Scheitelzentrum (Sch.Z.) auf, das aus einer mittleren starken und zwei seitlich daran anschliessenden schwachen Anlagenreihen besteht (s. Fig. 4).

Die mittlere der drei Reihen jeder Seite zieht sich bis zu den Nasenöffnungen hin. Dazu kommt, genau in der Mittellinie gelegen, eine kurze Mittelreihe von nur 4 Anlagen, die von den übrigen noch isoliert sind. Es handelt sich bei dieser Reihe, die wir als Mittelreihe bezeichnen wollen, um ein Anlagengebiet, das sich vorerst wie ein besonderes Zentrum verhält, andererseits aber wegen des Mangels einer weiteren Ausbreitung diesen Namen nicht zu tragen berechtigt ist. Es zeigt als einzige Zone des ganzen Körpers ein abweichendes Verhalten und soll deshalb mit dieser neutralen Bezeichnung versehen werden.

Auf der Unterarmfläche lassen sich nur ganz schwache Anlagenhöckerchen in einer Anordnung von 2 Reihen zu 6 Anlagen feststellen. Die gegen die Unterkante gerichtete Reihe ist um weniges stärker entwickelt als die obere (s. Fig. 4).

6. *Embryo vom 9. Bruttag:* Länge = 24 mm, Skleralringe geschlossen mit je 15 Skleralpapillen, der vordere Teil des Ringes wird von der Nickhaut fast überwachsen (s. Taf. 1, Fig. 1).

Das H.R.Z. hat sich auf 12-13 Reihen pro Hälfte verbreitert. Der „Mittelrain" des letzten Stadiums besteht weiterhin, ist aber nun mit drei Federanlagen in Längsanordnung besetzt.

Das V.R.Z. weist im caudalen Teil noch die frühere Breite (6 Anlagen/Hälfte) auf, dehnt sich aber im Gebiet des Oberhalses auf 20 nebeneinander liegende Längsreihen aus; auch ist die cephale Ausdehnung bis über die Ohröffnungen hinaus gediehen. Die Einzelanlagen haben sich schärfer von der Hautoberfläche abgehoben (mittlere Höckerstadien).

Im B.Z. ergibt sich ein Verhältnis der Längsreihen zu den Querreihen von 17 : 22; es berührt das H.R.Z. im caudalen Teil.

Auf der Oberschenkelfläche (s. Fig. 4) ist es scharf abgegrenzt gegen ein auf der Vorderfläche des Schenkels sich entwickelndes Schenkelzentrum (Sche.Z.), das aus ca. 12 Reihen, die in dorsoventraler Richtung nebeneinander liegen, besteht. Die Anlagen dieses Zentrums treten erst schwach über die Hautoberfläche hervor. Ein schmaler Streifen von zwei Anlagenreihen setzt sich auch auf die Brustseite fort (s. Fig. 5 *b*). Das Schw.Z. hat sich nur wenig verändert: die Zahl der Anlagenreihen auf der Unterseite ist um eine vermehrt worden. Die Einzelanlagen haben im caudalen Abschnitt spätes Papillenstadium erreicht, während die vorderen noch auf mittlerem Höckerstadium stehen.

Auf der Bauchfläche kann man einwandfrei von einem Bauchzentrum sprechen, denn erstens ist die Bauchfläche nicht gleichmässig mit Anlagen besetzt und zweitens zeigt sich eine auffallende Abnahme der Intensität der Anlagenentwicklung, wenn wir von der ehemals ersten Anlagenreihe nach den beiden Seiten hin die Federentwicklung verfolgen.

Die beiden Brustzentren haben sich in jeder Beziehung stark entwickelt. Sowohl die Einzelanlagen als auch die Gesamtanordnung haben sich verändert. Die Breite des Zentrums wird charakterisiert durch Schrägreihen mit 10 Anlagen. Die Verbreiterung erfolgt auch in der Richtung nach der Brustmittellinie. Das Caudalende ist vom Sche.Z. noch getrennt, während das Cephalende mit zwar schwachen Anlagen auf der Unterhalsfläche bis zur Ansatzstelle des Kopfes vorgeschoben ist. Das Schu.Z. hat jederseits eine Verbreiterung auf 7 Anlagen erfahren mit einer Ausdehnungsrichtung, die gegen die Dorsalmittellinie zeigt. Die stärksten Federanlagen (späte Höcker) liegen in der Caudalzone.

Auf dem Flügel sind 4 Unterarmreihen zu zählen, von denen in der Entwicklung vor allem die beiden untersten vorauseilen, sie erreichen eine Anlagenzahl von 15-16 für die 1. bezw. 2. Reihe.

Die Handfläche trägt 2 Reihen mit je 6 Anlagen, die (vor allem die oberen) z.T. noch sehr schwach ausgebildet sind. Dem Oberarm fehlen noch jegliche Federanlagen (s. Fig. 5 *c*).

Auf der Kopffläche haben die beiden Scheitelzentren eine Breite von je 7 Anlagen erreicht; beide dehnen sich bis auf die Augenbulbusflächen aus. Die Mittelreihe von 4 Anlagen ist nicht mehr isoliert, die seitlichen Scheitelzentren haben sich von beiden Seiten an sie angeschlossen. Die Seitenabschnitte selbst dehnen sich über

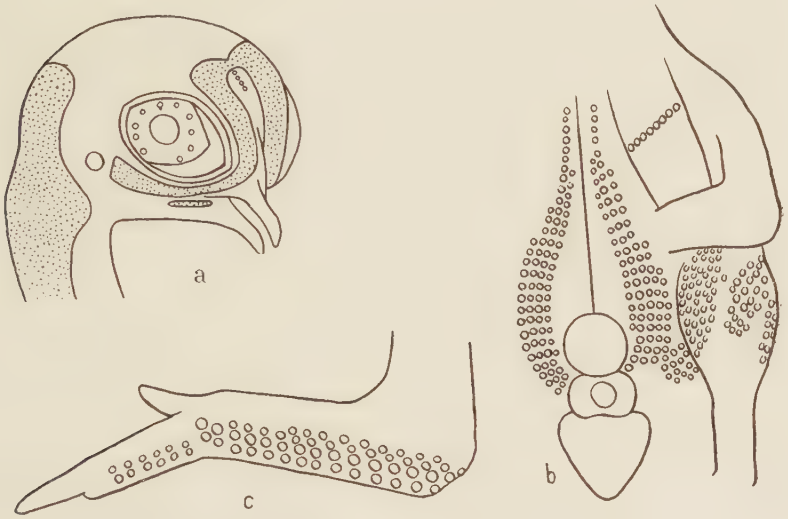


Fig. 5. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Die Ausgestaltung der wichtigsten Anlagenzentren am 9. Bruttag.
a) Scheitelzentrum, seitliche Ansicht, dunkel gezeichnet die mit Federanlagen besetzten Flächen.
b) Ventralfläche.
c) Linker Flügel.

das Gebiet der Schnabelwurzel hinaus bis auf die Seitenflächen des Kopfes unterhalb der Augen aus, eine Anlagenzone, die wir am besten mit der Bezeichnung Unteraugenstreif (s. Fig. 5 *a*) versehen. Dieser erreicht auf beiden Kopfseiten eine Breite von 4 Anlagen und findet seinen Abschluss kurz vor der Ohröffnung.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass in der Fortsetzung der Mundspalte eine Reihe von 6 Federanlagen auftritt, die wir als Schnabelwinkelstreif bezeichnen wollen (s. Fig. 5 *a*). Bei beiden

Abschnitten handelt es sich um periphere Partien der Scheitelzentren, die in ihrem Zusammenhang mit den letzteren deutlich ihre Zugehörigkeit erkennen lassen. Wir führen aber die beiden Ausdrücke Unteraugenstreif und Schnabelwinkelstreif ein, um die Orientierung zu erleichtern.

7. *Embryo vom 10. Bruttag:* Länge = 24 mm, geschlossene Skleralringe mit je 16 Papillen, Vorderseite: Beginn der Überwachsung durch die Nickhaut.

Im H.R.Z. bleibt die Zahl der Längsreihen konstant (11-13). Der „Mittelrain" hat sich auf eine Länge von 6 Anlagen ausgedehnt. Die stärkste Entwicklung der Einzelanlagen tritt innerhalb der 6 medianen Reihen auf. Die fortgeschrittensten Anlagen sind späte Papillenstadien. Die Ausbreitung des Zentrums ist keine besonders starke mehr; es ist eine Verschmelzung mit dem B.Z. zustande gekommen. Auffällig ist bloss ein Fortsatz des H.R.Z., der sich zwischen Schu.Z. und V.R.Z. einschiebt und aus einer einzelnen schwachen Reihe besteht.

Im V.R.Z. ist die Zahl der Anlagenreihen im caudalen Abschnitt um eine, auf 13 angestiegen. Der Zentrencharakter ist deutlich gewahrt, die lateralen Anlagen sind die schwächsten (Höckerstadien), während die stärksten (späte Papillenstadien) in der Mitte des Oberhalses anzutreffen sind. Das Zentrum hat nach vorn den Anschluss an die Seitenabschnitte der Scheitelzentren gefunden. Andererseits ist eine Verbindung mit dem Unterhalsteil des Br.Z. aufgetreten.

Auf der Hinterkopffläche bleibt an der Übergangsstelle von den Scheitelzentren zum V.R.Z. eine rautenförmige, von Federanlagen umgebene Lücke frei, die, wie sich auf späteren Stadien zeigen wird, durch einem schmalen Scheitelfleck charakterisiert ist, es soll auf diesen Zusammenhang hier schon hingewiesen werden.

Das B.Z. zeigt eine starke Ausbreitung vor allem in cephalocaudaler Richtung (Längsreihen : Querreihen 18 : 27). Die stärksten Anlagen treten im Ursprungsgebiet des B.Z. als späte Papillenstadien auf.

Das Schenkelzentrum hat sich nicht stark vergrössert (um 1 Reihe); hingegen ist daneben noch ein zweites Schenkelzentrum aufgetreten auf der Hinterfläche des Unterschenkels, das aus

7 schwach entwickelten Anlagenreihen besteht und sowohl vom ersten Schenkelzentrum als auch vom B.Z. noch getrennt ist.

Beim Schw.Z. ist, ähnlich wie beim H.R.Z. ein gewisser Gleichgewichtszustand aufgetreten, der durch den Mangel einer weiteren Ausbreitung charakterisiert ist. Einzig die Verschmelzung mit dem H.R.Z. ist auf diesem Stadium neu. Starke Veränderungen zeigen sich dagegen in der Entwicklung der Einzelanlagen, die beträchtlich in die Länge gewachsen sind (späte Papillenstadien). Die Bauchzentren haben sich noch nicht mit den Brustzentren zusammengeschlossen. Sie bestehen aus 7-8 Anlagenreihen im Gebiet des Nabelstrangs und verschmälern sich nach vorn bis auf eine Reihe. Vor dem Kloakenwulst laufen die beiden Teilzentren auf der Mittellinie zusammen und auf der Seitenfläche ist die Verschmelzung mit dem Unterteil des B.Z. erreicht.

Die Brustzentren sind durch starken seitlichen Zuwachs gekennzeichnet, sodass daraus Schrägreihen bis zu 14 Federanlagen resultieren, noch stärker ist die Verbreiterung auf der Höhe des Schulterzentrums. Die vordere Grenze liegt auf der Unterhalsfläche an der Ansatzstelle des Kopfes. Auf dem Flügel ist im Gebiet des Unterarms eine Vermehrung auf 8 absolut regelmässig angeordnete Anlagenreihen zu konstatieren (eutaxische Form), von denen die unterste dominiert. Die einzelnen Reihen des Unterarmes weisen 14-15 Anlagen auf und setzen etwas proximal vom Daumen ziemlich unvermittelt ab. Nur die vierte Unterarmreihe findet eine Fortsetzung auf die Daumenfläche. Ein neues, zweites Flügelzentrum, vom ersten vollständig getrennt, liegt auf der Flügelhaut; es besteht vorerst nur aus 10-12 schwach entwickelten Anlagen. Die Handfläche zeigt in der unteren Zone 2 Reihen: eine schwächere obere mit 12 Anlagen und eine stärkere untere mit 10 Anlagen. Dem Oberarm fehlen die Anlagen noch immer. Das Schulterzentrum hat eine Verlängerung in cephaler Richtung erfahren, die Breite der Schrägreihen ist noch dieselbe (6-7 Anlagen).

Im Kopfgebiet weisen die Seitenabschnitte der Scheitelzentren 10 Anlagenreihen auf, die sich in der Schnabelwurzelzone eng zusammendrängen. Die Mittelreihe hat sich auf 6 Anlagen verlängert. Der Unteraugenstreif hat die Ohröffnung erreicht und umgibt sie bereits zur Hälfte (Breite: 5 Anlagen). Der Schnabelwinkelstreif schliesslich besteht nun aus 2 nebeneinander liegenden Reihen von 11 Anlagen.

8. *Embryo vom 11. Bruttag:* Länge = 28 mm, die Nickhaut überdeckt den Skleralring bis auf wenige Papillen (3-5), Auftreten eines Scheitelpigmentflecks.

Das H.R.Z. ist mit dem B.Z. auf der ganzen Längserstreckung verschmolzen. Der „Mittelrain" zeigt eine Länge von 8 Federanlagen und besitzt in seinem Innern Neuanlagen im Höckerstadium. Der cephale Fortsatz zwischen Schu.Z. und V.R.Z. hat sich mit 3 Anlagen Breite ganz nach vorn bis auf die seitliche Halsfläche erstreckt. Dadurch ist die Verbindung mit dem Schu.Z. zustande gekommen. Gleichzeitig ist auch die Vereinigung mit dem Schwanzzentrum auf diesem Stadium anzutreffen. Die stärksten Anlagen liegen im caudalen Teil des H.R.Z. (späte Papillenstadien). Eine schwache Ausdehnung ist in der Richtung gegen die Bürzellöcher festzustellen, die z.T. bereits von Federanlagen umgeben sind.

Im V.R.Z. schiebt sich ein kleiner „Mittelrain" von 3 Anlagen Länge ein, der mit dem „Mittelrain" des H.R.Z. in Zusammenhang steht (s. Taf. 1, Fig. 3).

Hier ist es nun auch am Platze, etwas ausführlicher auf den Vergleich von eutaxischer und diastataxischer Anordnung der Unterarmanlagen einzugehen.

Das Problem der Diastataxie ist 1917 von Steiner einer gründlichen Darstellung unterzogen worden, bei der auch die Verhältnisse des Hühnchens berücksichtigt wurden. Steiner kam dabei zur Überzeugung, dass die diastataxische Anordnung verglichen mit der eutaxischen das ursprünglichere Verhalten darstelle. Er versucht daher, beim eutaxischen Hühnchenflügel auf den frühesten Embryonalstadien eine Diastataxie nachzuweisen. Ohne auf die theoretischen Fragen, die sich im Zusammenhang mit der Diastataxie ergeben, näher eingehen zu wollen, möchten wir hier auf einen unklaren Punkt in der Darstellung Steiners hinweisen, der sich auf diese embryonale Diastataxie beim Hühnchenflügel bezieht. „Nach der eben noch sichtbaren Papille von Sec. 4 findet eine deutliche Unterbrechung statt, und die proximalen Schwungfederanlagen erscheinen in einer höheren Lage. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass wir jene Unterbrechung der diastataxischen Lücke gleichzusetzen haben", sagt Steiner (p. 35) und gibt dazu auch eine Figur, die diese Behauptung beweisen soll. Es scheint mir, diese Ableitung sei auf Grund zu schwacher Indizien

aufgestellt, besonders wenn man bedenkt, wie ausserordentlich stark die Stellung einer einzigen, winzigen Papille von Schrumpfungen der Haut und dergl., die auf Fixierungseinflüsse zurückzuführen sein können, abhängt. Ich konnte an den zahlreichen, beobachteten Embryonen diese Lücke nicht so deutlich feststellen, dass man diese Schlüsse wagen dürfte.

Auch aus den peinlich genau durchgeführten Nachprüfungen, die mir aus einer kleinen, unveröffentlichten Arbeit von Herrn cand. phil. E. Sutter zur Verfügung gestellt wurden, geht dieselbe Unmöglichkeit einer sicheren Festlegung dieser embryonalen Diastataxie hervor. Auch er kann diese Lücken nicht einwandfrei feststellen, findet sie bei mehreren Embryonen sogar an ganz anderen Stellen des Unterarms.

Steiner scheint sich dieser Schwäche in seiner Erklärung auch bewusst zu sein und gibt an Hand des 9-Tage Stadiums als weitere Stütze an, dass „nach der Papille, welche zur siebenten Transversalreihe gehört und somit als Med. 7 zu bezeichnen ist, eine Unterbrechung der gleichmässigen Grössenentwicklung der einzelnen Papillen eintritt. Die folgende Papille ist merklich kleiner und noch viel kleiner sind die distalsten Federanlagen" (p. 36). Hier haben wir es aber ganz offensichtlich einfach mit der Abnahme des Differenzierungsgrades der Anlagen am Rand des ersten Flügelzentrums zu tun, wie wir sie bei jedem anderen Zentrum nach unseren früheren Erfahrungen ebenfalls finden. Das geht auch aus der weiteren Angabe Steiners hervor, wonach beim 10-tägigen Embryo „die in der vorhergehenden Stufe festgestellte Unterbrechung der Grösse sich ausgeglichen hat" und noch weiter draussen erscheint. Wir betonen ausdrücklich, dass sich unsere Einwände nur auf *Gallus* beziehen, ev. sind die Steiner'schen Angaben über die Verhältnisse bei *Cacicus* und einigen anderen eutaxischen Formen, wie aus den gegebenen Zeichnungen hervorzugehen scheint, einwandfreier und beweiskräftiger. Immerhin sind die Angaben über *Gallus* einer späteren Nachprüfung wert.

Auf den Halsseitenflächen ist die Verbindung mit den Brustzentren hergestellt. Im vordersten Teil des V.R.Z. besteht die isolierte Scheitellücke immer noch in Form eines glatt gespannten Hautstückes, das sogar mit 2 schwach ausgebildeten, länglichen Pigmentstreifen ausgestattet ist. Diese Tatsache ist besonders

bemerkenswert, da bis jetzt Angaben über solche Scheitelflecke nur bei *Larus*, *Sterna*, *Anser* (KLINKOWSTRÖM, 1892) bestehen. Diejenigen von *Gallus* sind wegen ihrer verhältnismässig schwachen Ausbildung wahrscheinlich übersehen worden. Auffällig ist vor allem die Aussparung einer anlagenfreien Lücke in der Zone dieser schwachen Pigmentanhäufung. Die Ausbreitung der Federanlagen scheint hier durch irgendwelche, uns unbekannte physiologische Vorgänge gehemmt zu sein, die vielleicht mit den Pigmentierungsvorgängen in einem engeren Zusammenhang stehen.

Das B.Z. hat sich weiterhin verlängert (Längsreihen : Querreihen = 18 : 30). Die stärksten Anlagen sind immer noch im Ursprungsgebiet am schenkelwärts gerichteten Rand als späte Papillenstadien zu treffen. Der Unterteil des Zentrums erstreckt sich bis auf die Kloakenwölbung.

Die beiden Schenkelzentren sind vereinigt und breiten sich zusammen auf dem Unterschenkel und seitlich auf die Bauchfläche aus, vom B.Z. sind sie dagegen beide auf der Schenkeloberfläche getrennt.

Das Schwanzzentrum hat seine endgültigen Anordnungsverhältnisse schon weitgehend festgelegt, die Zahlenverhältnisse sind konstante. Die Grösse der Einzelanlagen erreicht in diesem Zentrum das Maximum des ganzen Embryos. Die Anordnungsverhältnisse können in folgender Übersicht zusammengefasst werden:

Obere Reihe	5	Anlagen
Obere Hauptreihe	6	„
1 Mittelanlage:		
Untere Hauptreihe	6	„
4 untere Reihen: 1.	7	„
2.	6	„
3.	5	„
4.	3	„

Schliesslich ist noch auf das erste Auftreten einer 2. Federfolge von schwachen, kaum sichtbaren Anlagen zwischen den beiden Hauptreihen hinzuweisen, die deutlich als ein neuer Schub von Anlagen aufzufassen sind.

Unter dem Begriff Federfolge möchte ich dabei die Gesamtheit aller derjenigen Federanlagen zusammenfassen, die morpho-

logisch ähnliche Bedeutung haben und die zeitlich einigermassen miteinander auftreten.

Als 1. Federfolge wären demnach die sämtlichen bis jetzt beschriebenen Federanlagen zusammenzufassen.

Der Begriff Federfolge wurde gewählt, um zum vornherein jede Verwechslung mit der Bezeichnung Federgeneration zu vermeiden, die alle diejenigen Federn zusammenfasst, die aus ein und demselben Follikel in gleichmässiger Aufeinanderfolge unter Zwischenschaltung eines Mauservorganges hervorwachsen. Nach unserer Definition können also mehrere Federgenerationen (z.B. Praepenna + mehrere Pennageneration) der gleichen Federfolge angehören.

Die Bauchzentren haben sich von einer mittleren Reihe aus nach beiden Seiten, also ventral und lateral beträchtlich verbreitert. Neben dem Nabelstrang sind bis zu 9 Reihen zählbar. Neu ist auch die Verbindung mit dem Brustzentrum. Die Brustzentren dehnen sich einerseits nach den Schulterzentren (Verbindung vorhanden) und in die Achselhöhle, andererseits in cephaler Richtung auf die Unterschnabelfläche aus. Die Breite eines Zentrums beträgt 19 Anlagen pro Schrägreihe. Die beiden Zentren treten im obersten Teil der Unterhalsfläche auf der Mittellinie zusammen. Die stärksten Anlagen finden sich immer noch im caudalen Abschnitt (späte Papillenstadien).

Auf der Oberarmfläche des Flügels treten die ersten Anlagen auf und zwar wird die dorsale Fläche vom Schulterzentrum aus versorgt, während die ventrale Kante vom 2. Flügelzentrum besetzt wird.

Auf dem Unterarm liegen 14 Reihen nebeneinander, wovon die beiden untersten die stärksten sind. Die Vermehrung rührt von der Vereinigung der beiden Flügelzentren her. Die Hand zeigt 4 Reihen, die Daumenfläche 2 Reihen mit je 5 Anlagen (s. Taf. 1, Fig. 4).

Im Schulterzentrum hält die Ausbreitung in cephaler Richtung weiterhin an; es sind 16 Schrägreihen mit 6-7 Anlagen vorhanden.

Die Scheitelzentren besitzen eine Breite von 15 Anlagen; sie bedecken nun die ganze Augenbulbusfläche und breiten sich bis zu den Nasenöffnungen aus. Der Unteraugenstreif hat sich auf 9 Anlagen verbreitert und umschliesst die Ohröffnung in einem breiten Ring. Der Schnabelwinkelstreif zeigt 6-7 Anlagenreihen; er ist vereinigt mit dem Unteraugenstreif und mit der Unter-

schnabelfläche, die vom Brustzentrum aus mit Anlagen versorgt wird (s. Taf. 1, Fig. 5).

9. *Embryo vom 11½. Bruttag.*

Die Federanlagenverteilung der 1. bis jetzt immer dargestellten Federfolge ist mit wenigen Abweichungen noch dieselbe.

Sehr viel grössere Aufmerksamkeit verdient auf diesem Stadium das erste deutliche Auftreten einer zweiten Federfolge, einerseits zwischen den Hauptreihen des Schwanzzentrums (7 Anlagen auf frühem Höckerstadium) und andererseits auf der Unterarmfläche des Flügels. Dadurch ergibt sich im Schwanzzentrum das folgende Schema der neuen Anlagenverteilung (s. Fig. 6):

2 obere Reihen:	1.	7 Anlagen
	2.	7 „
obere Hauptreihe	. . . . .	7 „
1 Mittelanlage . . .	7 Anlagen der 2. Federfolge	
untere Hauptreihe	. . . . .	7 Anlagen
5 untere Reihen:	1.	7 „
	2.	6 „
	3.	7 „
	4.	5 „
	5.	4 „

Fig. 6. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Ausbildung des Schwanzzentrums am 11½. Bruttag.
O : 2. Federfolge.
Erstes Auftreten der 2. Federfolge.

Auf der Unterarmfläche liegen erst wenige, schwach entwickelte Anlagen der 2. Federfolge zwischen den ersten beiden Unterarmreihen.

Es handelt sich bei dieser 2. neuen Federfolge, wie später noch genauer nachzuweisen sein wird, um Praeplumae, die in charakteristischer Weise nur gerade im Flügel- und Schwanzzentrum auftreten. Es soll im folgenden auf die spezielle Verteilung der Anlagen dieser Federfolge besonders geachtet werden, da sich daraus wohl gewisse Schlüsse auf die Praepluma-Bildung und -Herkunft überhaupt ziehen lassen werden.

10. *Embryo vom 12. Bruttag:* Länge = 28 mm, die Skleralpapillen sind vollständig von der Nickhaut überwachsen, erste deutliche Kammanlage.

Die Pterylose zeigt auf diesem Stadium nur mehr wenige Änderungen der Federanordnung, dagegen ein ausgiebigeres Wachstum der Einzelanlagen, die in mehreren Zentren bereits frühes Fadenstadium erreicht haben.

Vom H.R.Z. hat sich der Cephalfortsatz bis zum seitlichen Rand des V.R.Z. ausgedehnt. Man gewinnt hier den Eindruck, dass auch diese schwach entwickelten Anlagen zur 2. Federfolge zu rechnen sind.

Im V.R.Z. hat sich die Scheitelflecklücke bis auf eine Breite von 2 Anlagen eingeengt; nur innerhalb dieser Lücke fehlen die Federanlagen noch vollständig, an ihrer Stelle liegt auch hier ein deutlicher Scheitelfleck.

Im B.Z. sind die Zahlenverhältnisse die gleichen geblieben; hingegen ist hier vor allem ein starkes Wachstum der Einzelanlagen (Fadenstadien, 2-3 mm Länge) innerhalb der ersten 6-7 Ursprungsreihen festzustellen.

Im Schwanzzentrum ist sozusagen die ganze Schwanzoberfläche mit Anlagen bedeckt, im übrigen sind die Zahlenverhältnisse der einzelnen Reihen die gleichen. Anderseits haben sich aber die Anlagen der zweiten Federfolge bis auf 11 vermehrt. Die Federn der ersten Folge weisen spätes Fadenstadium auf (Mittelanlage), während die 2. Folge erst auf frühem Höckerstadium steht.

Die Brustzentren schliessen sich durch Zwischenlagerung von Anlagen der zweiten Federfolge (frühe Höcker) auf der Medianlinie zusammen, während die Bauchzentren noch durch einen anlagenfreien Streifen voneinander getrennt sind.

Auf dem Flügel fällt die stärkere Anlagenbesetzung des Oberarmes auf; auch die Handfläche zeigt eine Vermehrung der Reihen auf 6 und die Daumenfläche eine solche auf 4.

Auf der Unterfläche zählt man in der Oberarmregion 3, in der Unterarmregion 10 und auf der Handunterfläche 3 Anlagenreihen.

Die 2. Federfolge hat sich beträchtlich ausgebreitet, sowohl auf dem Unterarm als auch auf der Hand. Innerhalb der 3 untersten Unterarmreihen steht bei jeder Anlage der 1. Folge eine solche der 2. Auf der Handfläche liegt die 2. Federfolge vorerst zwischen

der 2. und 3. Handreihe, und zwar gehört auch hier zu jeder Anlage der ersten Folge eine entsprechende der 2.

In den Scheitelzentren konstatiert man eine Breite der Seitenabschnitte von 20 Anlagen, während der Unteraugenstreif 11 nebeneinander liegende Anlagenreihen aufweist, die die Ohröffnung nun vollständig umschliessen und auch an das V.R.Z. Anschluss gefunden haben. Die beiden Augenlider sind mit je einer Anlagenreihe besetzt. Die stärkste Federentwicklung des Kopfgebietes zeigen die Ohranlagen mit frühen Papillenstadien (vgl. Taf. 1, Fig. 6).

11. *Embryo vom 13. Bruttag:* Länge = 34 mm, Lauf und Zehen mit ersten Anlagen von Schildern und Körnern besetzt, Scheitelfleck noch vorhanden.

Die erste Federfolge hat in ihrer Anordnung keine weitern Änderungen mehr erfahren, sodass auf dem Stadium von 13 Tagen mit Sicherheit von einem Abschluss der Anlagenausbreitung der ersten Federfolge gesprochen werden kann. Anders verhält es sich mit dem Wachstum der Einzelanlagen, welches so stark ist, dass die Stellungsverhältnisse der Anlagen nur noch beobachtet werden können, wenn die Federn bis auf die Basisteile abgeschnitten werden, d.h. wir finden in den meisten Zentren späte Fadenstadien.

Die 2. Federfolge breitet sich, im Gegensatz zur Verteilungsart der ersten Federfolge, nicht mehr weiter über den Körper aus; Schwanz und Flügel, Halsseitenfläche und Brustmitte sind die einzigen Zentren mit 2. Federfolge.

Als wichtigste Beobachtung für die Anlagenverteilung ist aber mit 13 Tagen das Auftreten einer 3. Federfolge anzugeben, die nun wieder viel grössere Hautbezirke einnimmt. Die Anlagen dieser 3. Folge sind im allgemeinen derart verteilt, dass zu einer Anlage der ersten Folge mindestens eine Anlage des 3. Folge hinzugehört.

Ich möchte die Gesamtheit dieser Anlagen als 3. Federfolge bezeichnen, trotzdem sie in mehreren Zentren erst die 2. auftretende Federfolge darstellen, da wir es bei diesen Anlagen auf der ganzen Körperoberfläche mit sehr gleichartigen, auch gleichartig angeordneten und gleichzeitig auftretenden Gebilden zu tun haben, die zudem, wie wir später sehen werden, das gleiche Schicksal haben. Es soll auf diesem Stadium in erster Linie auf die Verhält-

nisse dieser 3. Federfolge geachtet werden, die, wie sich später erweisen wird, die ersten Fadenfederbildungen darstellen.

Im H.R.Z. nimmt die 3. Federfolge das ganze Zentrum in Anspruch. Bei jeder Anlage der ersten Folge sitzt auf dem etwas stärker vorgewölbten Follikelrand mindestens eine Anlage der 3. Federfolge auf dem dorsalwärts gerichteten Rand. Die stärksten Anlagen der 3. Federfolge liegen im caudalen Abschnitt des H.R.Z.; dort treten bei den median gelegenen Anlagen der 1. Folge sogar schon 2 Anlagen der 3. Folge auf (s. Fig. 7).

Auch im caudalen Teil des V.R.Z. tritt die 3. Folge bei einzelnen wenigen Anlagen der 1. Folge auf.

Im B.Z. sind die Anlagen der 3. Folge erst spärlich vertreten ; sie liegen im zentralen Ursprungsgebiet des Beckenzentrums auf den schenkelwärts gerichteten Rändern der Follikelwülste. Die Schenkelzentren zeigen noch keine 3. Federfolge.

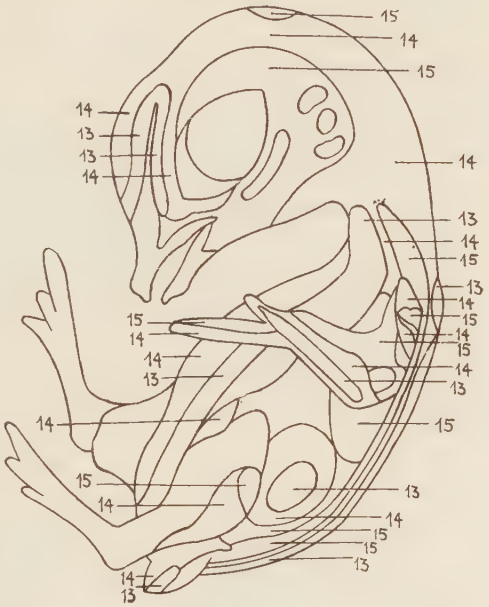


Fig. 7. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Ausbreitung der dritten Federfolge (Fadenfedern). Die Ausbreitungskurven wurden alle in das Stadium des 13. Bruttages projiziert. Seitliche Ansicht.

Im Schwanzzentrum fügt sich zur 2. Federfolge, die sich zahlenmässig nicht vermehrt hat, auch die 3. Federfolge (2 Anlagen pro Follikelwulst).

In den Bauchzentren findet sich die 3. Folge innerhalb der beiden stärksten, nabelwärts gerichteten Reihen, ebenfalls in der Einzahl auf der Innenseite der Follikelwülste sitzend. Der Zwischenraum zwischen den beiden Brustzentren ist mit Anlagen der

2. Folge besetzt (spätes Höckerstadium). Auf den Follikelwülsten der 1. Folge sind vor allem im Unterhalsteil auch die Anlagen der 3. Folge festzustellen.

Auf der Unterarmfläche weist die 2. Federfolge innerhalb der 3 untersten Reihen spätes Papillenstadium auf; auch auf der Hand sind deren Anlagen bis zu spätem Höckerstadium ausgewachsen.

Die 3. Federfolge, die nun ebenfalls neu hinzutritt, lässt sich in ihrer Verteilung aus Figur 7 ersehen:

Es sind danach erst Unterarm- und Daumenfläche mit 3. Folge in sehr regelmässiger Anordnung besetzt.

Im Schulterzentrum ist von der 2. und 3. Folge noch nichts zu beobachten.

In den Scheitelzentren finden sich keine Anlagen der 2. Folge. Der Unteraugenstreif schliesst sich immer mehr um die Ohröffnung und lässt nur noch 2 halbmondförmige Lücken anlagenfrei. Die 3. Federfolge ist erst durch wenige Anlagen im Seitenabschnitt vertreten, die sich auffallend an die stärkst entwickelten Federn der ersten Folge halten.

Zusammenfassend gilt für das Stadium vom 13. Tag die folgende Verteilung der 2. und 3. Federfolge (s. Fig. 7):

2. Federfolge:	3. Federfolge:
Schwanzzentrum	Scheitelz. (Seitenabschnitte)
Flügelzentrum	V.R.Z. (caudal)
Halsseitenfläche	H.R.Z. (ganz)
Brustmittelfläche	B.Z. (Ursprungsgebiet)
	Schw.Z. (Hauptreihen)
	Bauchz., Brustz. (Unterhalsteil)
	Flügel (Unterarm, Daumen).

12. *Embryo vom 14. Bruttag.*

Um die Federverhältnisse trotz des starken Wachstums der Einzelanlagen deutlich erkennen zu können, wurde dieser Embryo von seiner ersten Federfolge entblösst, sodass nur deren Follikelöffnungen und -wülste übrigblieben, während die kürzere 2. Folge geschont und auch die 3. Folge auf den Follikelwülsten erhalten blieb.

Die Zahlenverhältnisse der 1. Folge sind in allen Zentren konstant geblieben. Änderungen beziehen sich höchstens auf Wachs-

tum und Entwicklung der Einzelanlagen. So sind z. B. in der Scheitellücke Anlagen auf spätem Höckerstadium zu beobachten, denen noch jegliche 3. Folge fehlt. Die Anlagen des Schwanzzentrums haben sich weiterhin beträchtlich verlängert. Anlagenfreie Lücken finden sich auf diesem in bezug auf die Federverteilung weitgehend abgeschlossenen Stadium in den folgenden Hautzonen: Ohröffnung, Auge, Ellbogenzone des Flügels, zwischen den Bauchzentren.

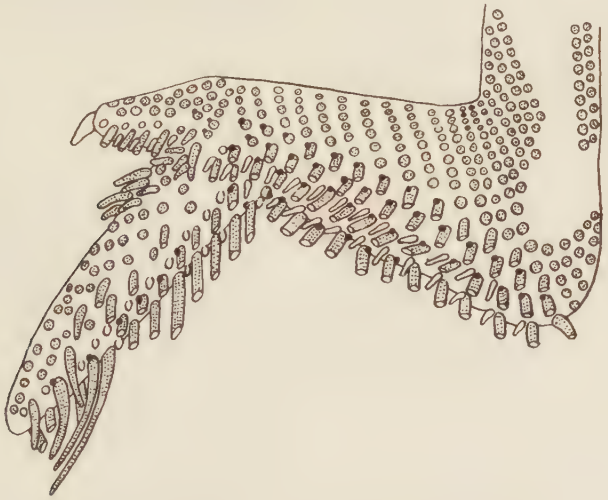


Fig. 8. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem linken Flügel am 14. Bruttag.

1. Federfolge	:	Praepennae	:	punktiert.
2. Federfolge	:	Praeplumae	:	weiss.
3. Federfolge	:	Fadenfedern	:	schwarz.

Die 2. Federfolge beschränkt sich immer noch hauptsächlich auf Flügel- und Schwanzzentrum. Im ersten zeigt sie spätes Papillenstadium und ist auf den Raum zwischen 1. und 3. Unterarmreihe lokalisiert, tritt aber noch zwischen den Daumen- und Handreihen auf (s. Fig. 8).

Die Entwicklung der 3. Federfolge ist charakterisiert durch eine weitere Ausbreitung innerhalb der früher genannten Zentren.

Die beiden Rückenzentren sind in ihrer ganzen Länge mit 3. Folge ausgestattet, nur der „Mittelrain" und die Scheitellücke bleiben noch frei davon.

Das B.Z. trägt 3. Folge innerhalb einer fast kreisförmigen, zentral gelegenen Fläche.

In den Brust- und Bauchzentren sind mit wenigen Ausnahmen alle Anlagen der 1. Folge mit 3. Folge ausgestattet.

Das Schulterzentrum zeigt die ersten Anlagen im caudalen Teil.

Im Schenkelgebiet sind die mit 3. Folge ausgestatteten Hautbezirke noch ähnlich getrennt, wie es auf früheren Stadien die beiden Schenkelzentren der 1. Folge waren.

Flügel und Schwanz sind die einzigen Zonen in denen alle drei Federfolgen anzutreffen sind (s. Fig. 8).

Dieses allgemeine Verteilungsschema der 3. Folge muss nun noch ergänzt werden durch eine nähere Betrachtung der Anordnung der Einzelanlagen, besonders deren Beziehungen zu der 1. Folge. Es zeigt sich nämlich, dass diese Anordnung innerhalb der einzelnen Zentren eine genau gesetzmässige, symmetrische ist. Diese Symmetrieverhältnisse stimmen zudem in auffallender Weise überein mit den ursprünglichen ersten Verteilungsplänen der Zentren überhaupt, sodass auf diese Weise die Möglichkeit gegeben ist, bestimmte Symmetrieachsen innerhalb der einzelnen Anlagenzentren aufzustellen. Wir kommen hier auf anderem Wege zu sehr ähnlichen Resultaten, wie sie A. Holmes (1935) in ganz anderem Zusammenhang gefunden hat. Der Vergleich und die Diskussion dieser Ergebnisse soll in einem späteren zusammenfassenden Kapitel über die Symmetrieverhältnisse durchgeführt werden. Hier möchten wir vorerst einfach das Tatsachenmaterial für *Gallus* durch genaue Darstellung der einzelnen Zentren geben (s. Fig. 9).

Im H.R.Z. liegen auf der linken Körperseite die sämtlichen Anlagen der 3. Folge auf der rechten Innenseite des Follikels der 1. Folge. Auf der rechten Körperseite finden wir spiegelbildlich gleiche Verhältnisse. Dagegen fällt das mediane Gebiet, wenigstens soweit es unterhalb des „Mittelrains" liegt, durch davon abweichende Verteilung der 3. Folge auf. Dort liegen die Anlagen in der Zweizahl auf den Follikelwülsten der 1. Folge, eine auf der linken, eine auf der rechten Seite. Man gewinnt dadurch die Möglichkeit, im H.R.Z. eine Symmetrieachse in der Mittellinie des Körpers als Längsachse aufzuzeichnen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich im V.R.Z.; auch dort treten die Anlagen der 3. Folge auf den gegen die Dorsalmittellinie gewendeten Rändern der Follikelwülste in der Einzahl auf. Aber

ebenso wie im H.R.Z. sind die median oberhalb des „Mittelrains" gelegenen Anlagen mit Federpaaren der 3. Folge versehen, die symmetrisch zur Mittellinie liegen. Also wäre es auch hier möglich, eine dorsale Symmetrieachse mit Längserstreckung einzutragen.

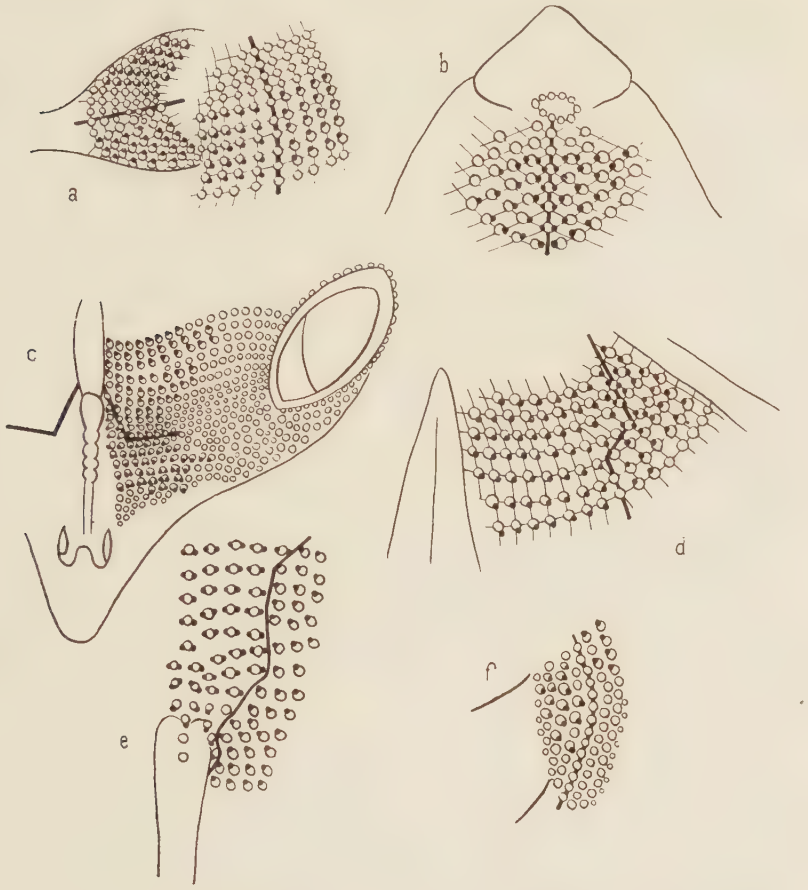


Fig. 9. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Anordnung der 3. Federfolge (Fadenfedern) in den wichtigsten Anlagenzentren am 14. Bruttag, Konstruktion der Symmetrieachsen.

a) Schenkel- und Beckenzentrum.
b) Hinteres Rückenzentrum.
c) Scheitelzentrum (unterer Seitenwechsel).
d) Linkes Brustzentrum.
e) Scheitelzentrum (oberer Seitenwechsel).
f) Schulterzentrum (15. Tag).

Im B.Z. finden wir im schenkelwärts gerichteten Teil (s. Fig. 9) eine dorso-caudale Orientierung der 3. Folge, während im dorsal

gerichteten Teil des Zentrums die entsprechenden Anlagen auf den cephalo-ventralen Rändern der Follikelwülste liegen. Zwischen diesen beiden Gebieten wäre also die Symmetrieachse des einzelnen B.Z. einzuzeichnen, die auch tatsächlich durch eine Anlagenreihe markiert ist, deren Einzelanlagen ohne Vertreter der 3. Folge getroffen werden.

Auf der Schenkelfläche treten zwei Verteilungszentren der 3. Folge auf, die auffallend mit den beiden ehemaligen Zentren der 1. Folge übereinstimmen. In den beiden Teilzentren sind die Anlagen der 3. Folge gegen die Mittellinie der Schenkeloberfläche orientiert, und zwischen die Teilzentren schiebt sich ein Gebiet ohne 3. Folge ein, das der zu konstruierenden Symmetrieachse des Schenkels entspricht. Der Seitenwechsel, wie wir diese Vertauschung der Follikelseite innerhalb ein und desselben Zentrums nennen wollen, erfolgt also hier auf der Schenkelmittelfläche (s. Fig. 9).

In den Brustzentren lässt sich ebenfalls ein solcher Seitenwechsel feststellen: Im medianen Teil ist die 3. Folge caudal und lateral orientiert, während in den seitlichen Teilen des Brustzentrums die cephale und mediane Richtung der 3. Folge auftritt. Auch hier wird ähnlich wie im H.R.Z. der Seitenwechsel durch eine Reihe von Anlagen mit 2-er Gruppen von 3. Folge markiert (s. Fig. 9).

In den Bauchzentren finden wir im Nabelgebiet mediane Orientierung der 3. Folge, cephalwärts dagegen laterale Orientierung, sodass der Seitenwechsel oberhalb des Nabelstranges gefunden werden kann.

Im Scheitelzentrum dagegen lässt sich ein doppelter Seitenwechsel in jedem Seitenabschnitt ableiten: Der erste in der Schnabelwurzelregion (s. Fig. 9), der zweite auf der Höhe der ehemaligen Mittelreihe des Scheitelzentrums (s. Fig. 9). Beide sind markiert durch schmale Zonen von Anlagen mit doppelter Versorgung von dritter Folge.

Im Schwanzzentrum liegt die 3. Folge erst bei den Anlagen der Hauptreihen in eher unregelmässiger Anordnung, meist als 2-er Gruppen, wobei sich ein Seitenwechsel nicht feststellen lässt.

Auf der Unterarmfläche lässt sich die 3. Folge bis zur 4. Unterarmreihe verfolgen, vorläufig immer in der Einzahl. Ein deutlicher Seitenwechsel liegt innerhalb der untersten Unterarmreihe. Einige Anlagen der 3. Folge liegen auch im untern Teil der Handfläche;

doch sind sie noch in zu geringer Anzahl vorhanden, als dass die Symmetrieverhältnisse festgelegt werden könnten (s. Fig. 8).

Es zeigt sich also die durchgehende Gesetzmässigkeit, dass die Anlagen der 3. Folge sich in einem einzelnen Zentrum in ihrer Anordnung nach bestimmten Symmetrielinien richten, die ihrerseits weitgehend mit den ersten Ursprungsgebieten der einzelnen Zentren übereinstimmen. Es muss also offenbar ein Zusammenhang zwischen den beiden Federfolgen, zum mindesten was die Symmetrieverhältnisse anbetrifft, bestehen (s. auch Fehringer, 1912). Die Festlegung dieser Symmetrieverhältnisse liegt in den frühen Embryonalstadien des ersten Auftretens von Anlagen überhaupt. Dadurch erhält der bis jetzt rein beschreibend verwendete Begriff des Anlagenzentrums eine tiefere Begründung. Die genannten Zentren sind tatsächlich Ausgangsgebiete für die Verteilung und Symmetrieanordnung aller 3 Federfolgen.

Die Einzelanlagen der 3. Federfolge entstehen ausnahmslos auf den Follikelwülsten der ersten Folge und bleiben so in einem engen Zusammenhang mit dieser letzteren. Eine weitere Beziehung lässt sich auch feststellen zwischen dem Auftreten der 3. Folge und dem Differenzierungsgrad der Anlagen der 1. Folge. Die ersteren treten immer erst auf, wenn die Anlagen der ersten Folge mindestens spätes Papillenstadium erreicht haben; vorher scheint das Bildungsmaterial noch nicht zur Ausarbeitung von weiteren Anlagen befähigt zu sein.

13. *Embryo vom 15. Bruttag.*

Die Zahlenverhältnisse der 1. Federfolge haben keine weitere Änderung erfahren. Das Wachstum der Einzelanlagen schreitet in den verschiedenen Zentren gleichmässig weiter zu langen Fadenstadien. Einzig in der Scheitelflecklücke ist immer noch ein Zurückhalten des Wachstums zu beobachten, das sich durch die dort vorhandenen Anlagen auf erst spätem Papillenstadium nachweisen lässt.

Die 2. Federfolge bleibt zahlenmässig gleich stark vertreten wie früher (Schwanz, Flügel, Halsseitenfläche, Brustmittelfläche), zeichnet sich aber durch ein so starkes Wachstum der Einzelanlagen aus, dass z.B. auf Schwanz und Flügel die Länge der ersten Folge erreicht ist und die Anlagen der 2. Folge nur noch durch geringeren Durchmesser von der 1. Folge zu unterscheiden sind.

Die 3. Folge hat sich in den einzelnen Zentren weiter ausgebreitet, sodass nun z.B. auch im Schu.Z. die Symmetrieverhältnisse erkannt werden können: Im lateralen Teil des Zentrums sind die Anlagen der 3. Folge median und caudal orientiert, während im dorsalen Abschnitt cephale Richtung zu treffen ist; dazwischen liegt eine Partie von Anlagen ohne 3. Folge, die der aufzustellenden Symmetriachse in der Medianlinie des Schulterzentrums entspricht (s. Fig. 9).

In den übrigen Zentren, in denen die 3. Folge meist spätes Höckerstadium erreicht hat, ist z.T. auch eine Vermehrung der Anlagen 3. Folge festzustellen, die dazu führt, dass auf zahlreichen Follikelwülsten 2, maximal 6 Anlagen der 3. Folge sich zirkulär anordnen. Dies findet vorwiegend in den Seitenwechselzonen statt. Besonders drastisch zeigt sich eine derartige Veränderung in den Seitenabschnitten des Scheitelzentrums.

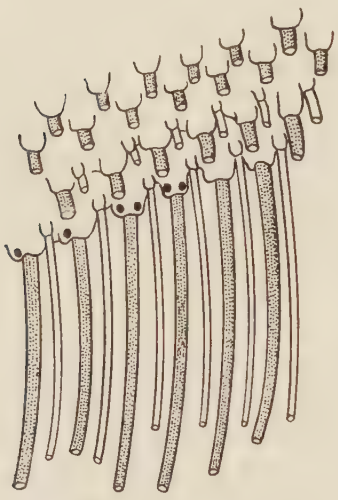


Fig. 10. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem rechten Flügel am 18. Bruttag.

14. *Embryonen kurz vor dem Schlüpfen.*

Die Veränderungen der Embryonalpterylose sind vom 16.-21. Bruttag nur noch geringfügige und sicher nicht prinzipielle, sodass wir diese Stadien zusammenfassend betrachten wollen.

Die 1. Federfolge bleibt sowohl zahlenmässig, als auch nach der Anordnung konstant; die Anlagen wachsen allerdings stark in die Länge und bilden auch kräftig vorgewölbte Follikelwülste aus. In den letzten 3 Tagen vor Schlüpfen verlieren sie auch in verschiedenen Zentren bereits die Federscheiden und fasern sich auf. Im Flügelzentrum kommt es sogar zu einem Auswachsen der ersten entgültigen Federkeime, auf denen dann die Praepennae als langgezogene Fäden aufsitzen. Die 2. Federfolge, die auf Flügel und Schwanz ihre stärkste Ausbildung erfahren hat, erreicht durch

starkes Wachstum sowohl die Länge als auch den Differenzierungsgrad der 1. Folge (s. Fig. 10. (18. Tag)) und ist nur noch durch konsequente Verfolgung der Stellungsverhältnisse von dieser zu unterscheiden. Am 18. Bruttag z. B. finden wir auf der Flügelfläche (Unterarm und Hand) zwischen den starken Follikelwülsten der 1. Folge sehr regelmässig eingeordnet 2 Reihen von (hell gezeichneten) Anlagen der 2. Folge, die nur wenig schwächeren Durchmesser zeigen. Im Schwanzgebiet finden sich die Anlagen der 2. Folge nur zwischen den Hauptreihen; es sind langgezogene Fäden mit schwachen Follikelwülsten.

Besonders unerwartet ist das Verhalten der 3. Federfolge. Vom 16. Bruttag weg ist in den meisten Zentren die 3. Folge äusserlich nicht mehr feststellbar. Nur in wenigen Gebieten (z.B. mit 17 Tagen im Scheitelzentrum, mit 18 Tagen auf dem Flügel) konnten noch einige spärliche Vertreter der 3. Folge getroffen werden. Bei besonders günstigen Präparaten ergibt sich auch eine Erklärung für das rasche Verschwinden dieser Folge, indem man deutlich ein Einwachsen der Einzelanlagen auf die Innenseite des Follikels der 1. Folge nachweisen kann. Es wird sich später bei der Darstellung der Postembryonalpterylose zeigen, dass diese eingewachsenen Anlagen kurz nach Schlüpfen wieder hervorbrechen, um zu den bekannten Fadenfedern auszuwachsen. Auf diesen seltsamen Wachstumsprozess soll am Beispiel von *Vanellus* noch ausführlicher eingegangen werden.

Im Moment des Schlüpfens ist also bei *Gallus* der Zustand der 3 Federfolgen kurz zusammengefasst der folgende:

1. Federfolge: Lange, fadenförmige Praepennae, die zum Teil (Flügel) die endgültigen Federkeime schon unter sich vorstossen lassen.
2. Federfolge: Lange, fadenförmige, in ihrer Verbreitung beschränkte Praeplumae, die nur schwer von den Anlagen der ersten Folge unterscheidbar sind.
3. Federfolge: Im Höckerstadium in den Follikel der 1. Folge eingewachsene Anlagen, die im Schlüpfmoment in allen Zentren äusserlich nicht mehr sichtbar sind.

Gallus: Schema der wichtigsten Veränderungen im Ablauf der Embryonalpterylose.

Brut-tag	Allgemeine Merkmale	Anlagen-verteilung	Verbindung zwischen den Zentren	Einzelanlagen maximal	Länge Embryo
6.	Nickhautanl.	—	—	nur Anl. leisten	8 mm
6½.	2 Skleralp. Oberschnabel anlage	H.R.Z. + V.R.Z.	—	frühe Höcker	12 mm
7.	6 Skleralp. Extremitäten-gliederung	H.R.Z. + V.R.Z.	—	frühe Höcker	20 mm
7½.	13 Skleralp. Eizahnanlage	H.R.Z. + V.R.Z. B.Z. + Schw.Z.	H.R.Z./V.R.Z.	frühe Höcker	21 mm
8½.	14 Skleralp. Auswachsen der Nickhaut	H.R.Z. + V.R.Z. B.Z. + Schw.Z. Sch.Z. + Schu.Z. Br.Z. + Ba.Z. 1. Flügelz.	H.R.Z./V.R.Z.	mittlere Höcker	24 mm
9.	15 Skleralp. Überwachsen durch die Nickhaut	neu: 1. Sche.Z. Unteraugenstreif Schnabelwinkel-streif	H.R.Z./V.R.Z. H.R.Z./B.Z. Sch.Z./Unter-augenstreif	späte Papillen-stadien	24 mm
10.	16 Skleralp.	neu: 2. Sche.Z. 2. Flügelz.	H.R.Z./V.R.Z. H.R.Z./B.Z. Sch.Z./Unt. V.R.Z./Sch.Z. V.R.Z./Br.Z. H.R.Z./Schw.Z. B.Z./Ba.Z.	späte Papillen-stadien	24 mm
11.	Skleralring von der Nickhaut überdeckt Scheitelfl.	keine neuen Zentren	neue Verbind.: H.R.Z./Schu.Z. 1. Sche.Z./2. Sche.Z. Ba.Z./Br.Z. Br.Z./Unt. 1. Fl.Z./2. Fl.Z.	späte Papillen-stadien	28 mm
11½.		2. Federfolge: Schwanz Flügel		frühe Fadenstad.	
12.	Kammbildung	2. Federfolge: Halsseite Brustmitte		späte Fadenstad.	28 mm

Brut-tag	Allgemeine Merkmale	Anlagen-verteilung	Verbindung zwischen den Zentren	Einzelanlagen maximal	Länge Embryo
13.	Lauf- und Zehenschilder	Abschluss der Ausbreitung der 1. und 2. Folge 3. Folge: H.R.Z. V.R.Z. Br.Z. B.Z. Sch.Z. Schw.Z. Flüg.Z. Ba.Z.		lange Fadenstad.	34 mm
14.		Ausbreitung der 3. Federfolge: Sche.Z. Schu.Z.		starkes Wachstum der 2. Folge	
15.-21.		Einwachsen der 3. Folge			

B. **Die Embryonalpterylose von Vanellus cristatus** Meyer.

Im zweiten Abschnitt des speziellen Teils unserer Untersuchungen schliessen wir die ausführliche Darstellung der Pterylose von *Vanellus cristatus* M. an. Während wir aus der Gruppe der Galli einen Vertreter der *1.* Stufe der vergleichenden Ontogenesenübersicht nach Portmann (s. Portmann, 1935: Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem) ausgewählt hatten, gelangen wir damit zu einer ersten Form aus der *2.* Stufe der genannten Übersicht, deren Vertreter „wohl als typische Nestflüchter gelten können, bei denen aber die cänogenetische Umbildung der Federspitzen zu einem wärmenden Dunenkleid des Jungvogels eingetreten ist und bei denen — im Gegensatz zu den Hühnern — die Ausbildung des Fluggefieders erst gegen das Ende der postembryonalen Zeit erfolgt" (p. 76).

Neben der Gruppe der Laro-Limicolen wird in einem späteren Kapitel auch diejenige der Ralli als weiterer Vertreter dieser 2. Stufe zur Darstellung gelangen.

Vanellus zeigt aber nicht nur in seinem postembryonalen Verhalten starke Abweichungen von den Galli, sondern auch bereits seine Embryonalpterylose zeigt starke Unterschiede gegenüber den Verhältnissen des Huhnes. Als Folge der längeren Brutzeit (25 Tage) dehnen sich die Prozesse der Federbildung natürlich zeitlich viel mehr aus. Die Ausbreitung der 1. Federfolge muss

also schon aus diesem Grunde eine andere sein als bei den Galli. Es treten aber auch qualitative Unterschiede zwischen den beiden Pterylosen auf. Trotzdem sind diese bei der 1. Folge nicht so tiefgreifend, dass wir nicht die bei *Gallus* eingeführten Begriffe und Abkürzungen in weitem Masse wieder verwenden könnten. Die Darstellung der 1. Folge wird sich daher im folgenden mehr in abgekürzter Form unter fortwährendem Vergleich mit *Gallus* durchführen lassen.

Anders verhält es sich mit der 2. Federfolge, die sich grundsätzlich anders verhält als bei *Gallus* und der wir deshalb eine ausführlichere Schilderung widmen müssen.

Die 3. Federfolge verhält sich prinzipiell ähnlich wie bei *Gallus*; es war aber an Hand des verwendeten Materials möglich, etwas besseren Einblick in den Vorgang des Einwachsens der einzelnen Anlagen, auf den wir schon bei *Gallus* aufmerksam machten, zu erhalten, sodass wir diese Angelegenheit am Beispiel des Kiebitzes ausführlicher darstellen wollen.

Auch bei *Vanellus* soll die Darstellung auf einer möglichst lückenlosen Serie von Embryonen basieren. Ähnlich wie beim Huhn schicken wir der Betrachtung der Pterylose wieder einige Angaben über die äusserlich erkennbaren Merkmale des Integumentes und der Körperform überhaupt voraus. Dies scheint uns auch in diesem Fall für den Vergleich durchaus notwendig, denn die beiden wichtigen bisherigen Arbeiten, die sich mit ähnlichen Fragestellungen beim Kiebitz befassen, geben für das Integument wiederum nur äusserst spärliche Merkmale, die für eine Normierung der Stadien nach dem äusseren Anblick verwendet werden könnten.

Die erste dieser genannten Arbeiten von W. Graul (1907): Zur Entwicklung von *Vanellus cristatus*, befasst sich in erster Linie mit der Entwicklung der Extremitäten, gibt aber auch zahlreiche Angaben über die äussere Körperform der Embryonen, die allerdings wenig geeignet sind, zur Normierung zu dienen, da sie sich vor allem auf Körper- und Extremitäten p r o p o r t i o n e n beziehen. So weit sie sich mit unseren Beobachtungen decken, soll nicht näher darauf eingegangen werden. Es zeigt sich aber, dass vor allem in der Betrachtung der Pterylose, die übrigens nicht konsequent während der ganzen Entwicklung durchgeführt wurde, einige falsche oder ungenaue Angaben gemacht werden, auf die hier kurz hingewiesen werden muss. Graul gibt an, dass

„am dreizehntägigen Embryo fast der ganze Körper, besonders die Haut des Rückens, des Schwanzes, der Flügel und der Schenkel mit einem bräunlich-schwarzen Flaum bedeckt ist, der aus Pinseldunen besteht. Dieselben bilden einen Pinsel von kurzen, schlaffen Strahlen, welche Seitenfiedern tragen. Die Hornscheide der Dunenpapille wird also schon im Ei abgestossen" (p. 10). Danach wäre in der Mitte der Embryonalentwicklung die ganze Dunenbildung schon abgeschlossen, was nach unseren Beobachtungen durchaus nicht der Fall ist. Entweder handelt es sich um eine irrtümliche Altersangabe oder die Dunen haben sich unter irgendwelchen äusseren Einflüssen (Fixierungsmaterial, etc.) so sehr aufgelockert, dass diese Behauptung aufgestellt werden konnte.

Ähnlich verhält es sich mit einer Angabe Graul's über die postembryonalen Verhältnisse, die hier schon angeführt werden mag: „man könnte das Flüggewerden als Ende der postembryonalen Entwicklung annehmen und dies geschieht beim *Vanellus* am zehnten Tage nach dem Verlassen des Eies" (p. 12). Ist schon die erste Definition nur sehr bedingt richtig, so widerspricht die zweite Behauptung offensichtlich den Tatsachen, denn beim Kiebitz kann das Flüggewerden frühestens am 35. Postembryonaltag angesetzt werden (s. Heinroth und Noll, sowie Postembryonalpterylose von *Vanellus*, p. 280).

Die zweite Arbeit von Grosser und Tandler (1909), die sich, wenn auch nur in geringem Masse, mit den Verhältnissen des Integumentes beim Kiebitz befasst, findet sich in den Keibelschen Normentafeln. Die Angaben über die Haut sind hier etwas zahlreicher als in den Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes, obwohl auch sie nicht für das Verständnis der ganzen Pterylose des Kiebitzes genügen. Was für unsere Zwecke als störender Mangel bezeichnet werden muss, ist das vollständige Fehlen irgendwelcher absoluter Altersangaben. Obwohl wir uns vollkommen bewusst sind, dass die individuellen Variationen in der Gestalt der Embryonen sehr gross sein können, so scheint uns doch, dass man diesen Schwierigkeiten nicht einfach durch vollständiges Weglassen absoluter Altersangaben aus dem Wege gehen kann, sondern dass man vielmehr das aus der künstlichen Bebrütung gewonnene Alter eines Embryos durch möglichst zahlreiche Angaben über die äussere Erscheinung ergänzen muss.

Es soll bei der nun folgenden Besprechung der einzelnen Embryonen die Stadienangabe nach den Normentafeln des Kiebitzes ebenfalls beigefügt werden (z.B. N. : Stad. 29), um den Vergleich unserer Angaben mit denjenigen von Grosser und Tandler im einzelnen zu ermöglichen.

1. *Embryonen vom 7.-9. Bruttag.*

Der Embryo vom 7. Bruttag, der eine Länge von 6 mm aufweist, entspricht in seiner Körperform ungefähr einem Hühnerembryo von 4-5 Tagen. Ich gebe diesen Vergleich, um den verhältnismässig starken zeitlichen Entwicklungsunterschied der beiden Formen zu illustrieren. Es geht daher nicht an, die Datierung einfach derjenigen des Hühnchens gleichzusetzen, wie dies Graul in seiner Darstellung offenbar durchgeführt hat, denn alle seine Altersangaben der jüngeren Embryonen sind offensichtlich zu klein. Embryonen, die wir von vorher nicht angebrüteten Eiern am 7. Bruttag gewannen, entsprechen nach der Beschreibung seinem 4-Tagstadium: Die Kiemenspaltenanlagen sind noch sichtbar, die Mundbucht ist noch stark eingewölbt, die Augenbulbi stehen bereits kräftig vor, Skleralpapillen sind vorläufig noch keine sichtbar und Federanlagen fehlen ebenfalls vollständig. Der Embryo entspricht dem Stadium 19 der Normentafeln.

Am 8. Bruttag ist der Kopf beträchtlich grösser, die Kiemenspaltenanlagen sind verwachsen und die Extremitäten zeigen eine erste äussere Gliederung (N : Stad. 22-23).

Der Embryo vom 9. Bruttag, der eine Länge von 9 mm besitzt, hat durch ein auffallend starkes Wachstum von Mittelhirn und Augenbulbi die Kopfmasse gegenüber dem Rumpf ganz unverhältnismässig vergrössert. Die Augen zeigen erst undeutliche und teilweise Lidbildung. Im vorderen Augenwinkel tritt eine erste Nickhautanlage auf, Skleralpapillen fehlen immer noch. Die Extremitäten weisen eine deutlich verbreiterte Endplatte auf. Federanlagen sind noch nicht vorhanden (N. : Stad. 25-26).

Die Angabe Graul's, dass mit 9 Tagen bereits „die ersten Anlagen der Federfluren, die in Form von Federpapillen in der bekannten Quincunxstellung auftreten, besonders an der Ansatzstelle der Extremitäten, jedoch auch auf die Extremitäten selber übergehend und ein schmaler Streifen an der Unterseite des

Schwanzes" (p. 9) vorhanden sein sollen, ist ebenfalls um zwei Bruttage zu früh angesetzt.

2. *Embryo vom 10. Bruttag* (N. : Stad. 27-28): Länge = 20 mm, scharfrandiger Lidwulst, Nickhaut auf den vorderen, inneren Augenwinkel beschränkt, Oberschnabel hackenförmig abwärts gerichtet. Erstes Auftreten der Skleralpapillen:

rechtes Auge: 2
linkes Auge: 1
} am hinteren Augenrand.

Die Augen überragen das Gehirn beträchtlich. Stärkere Gliederung der Extremitäten.

Deutlich individualisierte Federanlagen sind noch keine zu treffen; hingegen finden sich an den Stellen der zukünftigen Zentren Federanlagenleisten, äusserlich deutlich erkennbare Verdickungen des Hautgewebes, die im Totalpräparat heller, aber undurchsichtiger erscheinen als ihre Umgebung. Solche Leisten treffen wir auf der Rückenfläche, im Schultergebiet, in der Beckenzone, am Schwanz und auf der Scheitelfläche. Es ist aber zu betonen, dass es sich dabei noch nicht um Federanlagen nach unserer früheren Definition, d. h. um individualisierte Gebilde, handelt. (N: „Federfluren als streifenförmige Epithelverdickungen". „Die einzelnen Federanlagen noch nicht gesondert.")

3. *Embryo vom 11. Bruttag* (N: Stad. 29): Länge = 21 mm. Augen dicht aneinander gerückt, starkes Überwiegen in ihrer Grösse über die Ausmasse des Rumpfes: ein Augenbulbus allein erreicht fast die Grösse des gesamten Rumpfes. Auf dem Oberschnabel erste Anlage des Eizahns, Augenlid als deutliche, aufgeworfene Falte ausgebildet, Nickhaut längs der ganzen Peripherie des Auges ausgebildet. Skleralpapillen (N: Cornealhöcker):

linkes Auge: 10
rechtes Auge: 11
} in je 2 Gruppen angeordnet.

Während die Normentafeln auf den entsprechenden Stadien nur von „Steisspapillen", die gesonderte Federanlagen darstellen, sprechen, konnten wir am 11. Bruttag feststellen, dass die meisten der früher genannten Epithelverdickungen sich zu regelrechten Anlagenzentren entwickelt haben. Einzig die Verdickung im

Scheitelgebiet und der innere Teil der Verdickung in der Beckenzone zeigen noch keine gesonderten Federanlagen. Alle übrigen Epithelverdickungen haben Zentrencharakter erhalten. Es sind folgende Zentren zu unterscheiden: V.R.Z., B.Z., Schu.Z., Br.Z., Flügel.Z.

Das H.R.Z. ist auf diesem Stadium noch deutlich aus einem vorderen und einem hinteren Abschnitt zusammengesetzt. Der vordere besteht aus einer Doppelreihe von je 4 Anlagen, der hintere ist cephal in einer Länge von 8 Anlagen doppelt, caudal dagegen einfach ausgebildet und erreicht seine Grenze etwas oberhalb des Schwanzzentrums (s. Fig. 11).

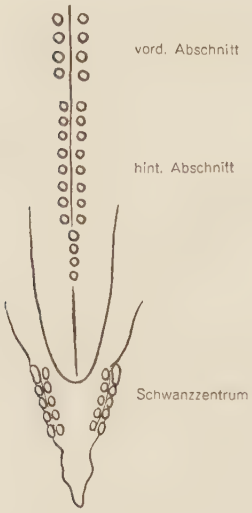


Fig. 11.
Vanellus cristatus Meyer.
Embryo vom 11. Bruttag.
H.R.Z. und Schwanzzentrum am 11. Bruttag.

Das V.R.Z. ist vom H.R.Z. noch scharf abgetrennt; es besteht jederseits der Mittellinie aus je einer Reihe von 7 Anlagen, die zwischen den Schultern liegen.

Das B.Z. liegt an der Ansatzstelle der Hinterextremität und besteht aus 4 Reihen zu 6-7 Anlagen.

Im Schwanzzentrum können wir wie bei *Gallus* 2 Hauptreihen unterscheiden, die aber vorläufig bloss aus je 5 Anlagen bestehen (s. Fig. 11). Die Schwanzspitze ist in einen langen, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen.

Besonders auffällig im Vergleich zu *Gallus* ist das frühzeitige Auftreten der Schulterzentren (bestehend aus 2 Längsreihen mit 6-7 Anlagen) mit den ersten Anfängen der übrigen Zentren zusammen.

Dasselbe gilt für die Brustzentren (3 Reihen von sehr schwach entwickelten Anlagen), die zwar die Halsunterfläche noch nicht bedecken, aber doch relativ viel früher auftreten als bei *Gallus*.

An Stelle einer Bauchanlagenzone ist erst eine entsprechende Epithelverdickung anzutreffen.

Das Flügelzentrum besteht aus einer Unterarmreihe von nur 3 Anlagen.

Zusammenfassend ist die Feststellung zu machen, dass die Zentren bei *Vanellus* an ungefähr den gleichen Körperstellen auftreten wie bei *Gallus*; hingegen ist die Reihenfolge ihres Er-

scheinens eine viel gedrängtere, indem die meisten Zentren fast gleichzeitig ihren Anfang nehmen.

Von prinzipieller Bedeutung scheint mir der Unterschied in der Ausbildung des H.R.Z., das verglichen mit demjenigen von *Gallus* durch seine Längsspaltung in 2 Reihen (im cephalen Teil) auffällt, eine Veränderung, die sich als weitere Spezialisierung der Pterylose verglichen mit der einheitlicheren Ausbildung bei *Gallus* auffassen lässt.

4. *Embryo vom 12. Bruttag* (N: Stad. 30): Länge = 19 mm. Der Kopf ist immer noch beträchtlich grösser als der ganze Rumpf. Der Eizahn des Oberschnabels hebt sich deutlich ab, ebenso das Augenlid und die Nickhaut.

Skleralpapillen: linkes Auge: 14
rechtes Auge: 15.

Als neue Epithelverdickung tritt oberhalb des Auges auf jeder Seite je ein Streifen auf; der Scheitelstreif selbst ist sozusagen unverändert geblieben.

Als einziges neues Anlagengebiet bildet sich jederseits eine Bauchanlagenzone aus (1 Längsreihe von schwachen Anlagen), deren oberer Abschnitt aber erst als blosse Hautleiste entwickelt ist (s. Taf. 1, Fig. 7).

Das V.R.Z. hat sich auf 7 Anlagen pro Hälfte verlängert.

Die 4 Reihen des Beckenzentrums erreichen eine Länge von 9-10 Anlagen.

Das Schwanzzentrum besitzt 2 Hauptreihen von je 6 Anlagen und ausserdem hat sich jederseits eine obere Reihe angeschlossen.

Das Brustzentrum hat sich auf 4 Reihen verbreitert, die Unterhalsfläche weist eine deutliche Hautleiste auf.

Die übrigen Zentren haben sich alle nicht verändert.

5. *Embryo vom 13. Bruttag* (N: Stad. 31): Länge = 25 mm. Der Kopf ist immer noch grösser als der ganze Rumpf (s. Taf. 1, Fig. 8). Starke Verlängerung des Schnabels. Der Skleralring hat sich vollkommen geschlossen (je 15 Papillen). Starke Verschiebung des Verhältnisses Unterarm : Hand = 2 : 1 (vergl. *Gallus* 1 : 1) seit dem letzten Stadium. Fadenförmiger Fortsatz des Schwanzes zurückgebildet. Im Gebiet des Scheitelflecks zeigt sich eine wulstartige Erhebung in der

Form eines W (ohne Pigment). Der Eizahn des Oberschnabels wird scharfkantig, erste Anlage des unteren Eizahns.

Die Pterylose hat sich durch starke Ausbreitung der einzelnen Zentren verändert. Neu aufgetreten sind die Scheitelzentren, die auf jeder Kopfhälfte zweiteilig, sonst aber den Verhältnissen bei *Gallus* weitgehend entsprechend ausgebildet sind.

Ein 1. und 2. Schenkelzentrum treten gleichzeitig auf, verschmelzen aber noch nicht miteinander.

Das Bauchfedergebiet erweist sich bei genauer Untersuchung als ein doppeltes Anlagenfeld (symmetrisch in bezug auf die Bauchmittellinie), d.h. die sämtlichen Federanlagen, die in einer Breite von 8 Längsreihen jederseits vorhanden sind, zeigen eine gleichartige Entwicklung; es gibt keine, die in der Differenzierung besonders stark vorauseilen würden. Das Feld verschmälert sich nach vorn und dringt zwischen die beiden seitlichen Brustzentren hinein.

Im H.R.Z. haben sich die beiden Abschnitte vereinigt. Ein deutlicher Mittelrain mit einer Breite von 2 Anlagen durchzieht den cephalen Teil des H.R.Z. Dieser Mittelrain setzt sich ins V.R.Z. fort; er wird dort eher breiter (s. Taf. 1, Fig. 8), sodass sich die vorderen Partien des H.R.Z. zwischen die seitlichen Abschnitte des V.R.Z. einschieben können. Von seinen Nachbarzentren ist das H.R.Z. noch getrennt. Seine stärksten Anlagen sind die zuerst aufgetretenen.

Das V.R.Z. hat sich bis auf die obere Kopffläche ausgedehnt und ist mit dem neu entstandenen Scheitelzentrum auf den Seitenflächen in Verbindung getreten. Der breite Mittelrain hat sein oberes Ende auf der Höhe der vorderen Schultergrenze.

Im Gebiet des früher schon genannten W-förmigen Scheitelwulstes fehlen die Anlagen noch ganz, eine anlagenfreie Zone zieht sich von dort auf der Kopfmittellinie bis zur Schnabelwurzelzone (s. Fig. 12). Die stärksten Anlagen liegen im caudalen Teil des V.R.Z.

Die Darstellung des B.Z. deckt sich weitgehend mit derjenigen, die wir von *Gallus* gegeben haben (Längsreihen : Querreihen = 11 : 15).

Die Verbindung mit dem 1. Schenkelzentrum (obere Schenkel-

fläche) ist aufgenommen; davon abgetrennt liegt das 2. Schenkelzentrum; beide bestehen aus je 4-5 Längsreihen.

Die Schu.Z. sind noch isoliert; sie zeigen 6-7 Längsreihen mit einer Anlagenzahl, die bis zu 13 ansteigt.

Im Schw.Z. sind es vor allem 2 Merkmale, die von den Verhältnissen bei *Gallus* abweichen.

1. Zwischen den beiden Hauptreihen mit je 6 Anlagen findet sich caudal keine Mittelanlage (s. Fig. 12).
2. Die dorsal sich anschliessende obere Reihe ist in cephaler Richtung parallel verschoben, sodass deren erste Anlage bei der 5. Anlage der Hauptreihe ansetzt.

Das Br.Z. hat sich mit 11 Reihen auf die Unterhalsfläche vorgeschoben. Im caudalen Teil, wo sich die stärksten Anlagen befinden, beträgt die Breite 9 Anlagen; dort besteht auch eine Verbindung mit dem Bauchfeld, dessen Verhältnisse oben schon behandelt wurden.

Auf dem Flügel sind die einzelnen Anlagen nur sehr schwach von der Haut abgehoben, auf dem Unterarm zählt man 5 Reihen, die auf die Handfläche mit einer Reihe von 8 Anlagen übergreifen. Die Flügelhaut ist mit einem 2. Flügelzentrum (1 schwache Reihe) ausgestattet, während der Oberarm noch keine Anlagen zeigt.

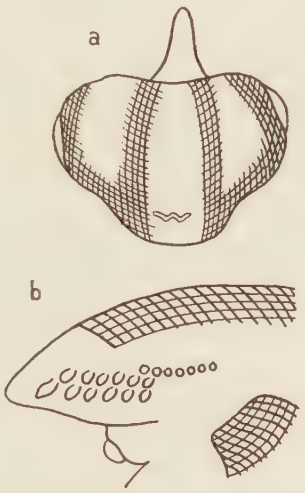


Fig. 12.
Vanellus cristatus Meyer.
Embryo vom. 13. Bruttag.
a) Scheitelzentrum, Spaltung in Mittelabschnitt und Oberaugenstreif.
b) Schwanzzentrum.

Grundsätzlich läuft also die Besetzung der Flügelfläche ähnlich ab wie bei *Gallus*. In Einzelheiten zeigen sich allerdings Verschiebungen (Diastataxie), die wir auf dem nächsten Stadium ausführlicher besprechen wollen, da dort die Anlagenverteilung etwas weiter gediehen ist.

Das Scheitelzentrum besteht schon von Anfang an aus 2 Teilen (s. Fig. 12): 1. aus einem mehr gegen die Mittellinie gewendeten

Band (Mittelabschnitt) von 6-7 Anlagen Breite; eine Mittelreihe in der Sagittallinie fehlt hier. 2. Das genannte Band steht mit einem zweiten (Oberaugenstreif), über den Augen liegenden, in der Gegend der Schnabelwurzel in Verbindung. Dieser Oberaugenstreif, der eine Breite von 4 Anlagen besitzt, folgt in seinem Verlauf dem oberen Lidrand und steht auf der Hinterkopffläche mit dem V.R.Z. in Zusammenhang. Anderseits setzt er sich um den vorderen Augenrand herum als Unteraugenstreif auf die Unterseite des Auges fort (wie bei *Gallus*). Der letztere besitzt eine Breite von 5 Anlagen und folgt dem unteren Lidrand bis zur Ohröffnung. In der Fortsetzung des Mundspaltes liegt ein Schnabelwinkelstreif von 2 Anlagen Breite. Eine Scheitelflecklücke mit Scheitelwulst auf der Hinterkopffläche ist auch für *Vanellus* typisch.

Die breite Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif (12 Anlagen Breite) lässt sich wohl am ehesten erklären durch das starke Ausmass der Augenbulbi, gleichsam als ob die Ausbreitung des Scheitelzentrums der gewaltigen Augenentwicklung nicht folgen könnte. Mit Ausnahme dieser leicht verständlichen Spaltung des Scheitelzentrums und dem Fehlen einer Mittelreihe finden wir in der Kopfzone durchaus entsprechende Verhältnisse wie bei *Gallus*.

6. *Embryo vom 14. Bruttag* (N: Stad. 32): Länge = 28 mm. Der Eizahn des Oberschnabels stellt eine vorgewölbte, undurchsichtige Kuppe dar. Skleralpapillen von der Nickhaut überwachsen. Auf dem Scheitelwulst liegt ein gut ausgebildeter Scheitelpigmentfleck mit median konzentriertem Pigment. Das Verhältnis von Unterarm : Hand = 1,3 : 1 hat sich zugunsten der Hand verändert.

Die früheren Zentren haben sich stark ausgedehnt, die Einzelanlagen sind im Schwanz-, Becken- und Brustgebiet zu späten Papillenstadien ausgewachsen.

Besonders auffällig ist das Auftreten einer 2. Federfolge, die aber nicht wie bei den Galli auf Schwanz, Flügel, Halsseite und Brustmitte beschränkt bleibt, sondern sich schon auf diesem Stadium auch auf der Rücken-, Becken- und Schenkelfläche feststellen lässt. Auf die Entwicklung dieser 2. Folge soll im folgenden hauptsächlich geachtet werden.

Das H.R.Z. (10 Längsreihen pro Körperhälfte) ist noch vom

B.Z. getrennt, die Maximalgrösse der Anlagen 1. Folge ist als spätes Papillenstadium anzugeben. Im Mittelrain und zwischen den einzelnen Querreihen des ganzen Zentrums ist die 2. Federfolge ausgebreitet. Die einzelnen Anlagen, die erst schwache Höcker

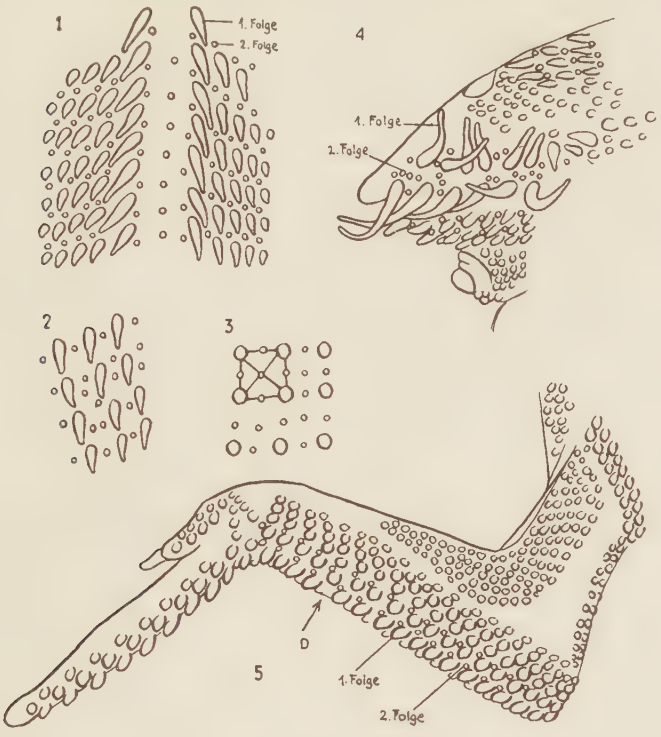


Fig. 13. — *Vanellus cristatus Meyer.*
Embryo vom 14. Bruttag.

1. H.R.Z., Verteilung der 1. u. 2. Folge.
2. Partie aus dem B.Z.
3. Schema der Verteilung der 1. u. 2. Folge in Schenkelzentrum.
4. Schwanzzentrum, 1. u. 2. Folge.
5. Linker Flügel, Diastataxie. (D) 1. und 2. Folge.

darstellen, schieben sich regelmässig zwischen die Anlagen der 1. Folge ein, ohne die letzteren allerdings zu berühren (s. Fig. 13/1).

Derselbe Vorgang läuft auch im V.R.Z. ab; auch dort wird der Mittelrain mit Anlagen der 2. Folge — es sind im ganzen 4 Längsreihen — besetzt, und zwischen den Reihen der 1. Folge schieben

sich überall frühe Höckerstadien der 2. Folge ein, sodass das ganze Zentrum damit erfüllt wird. Aber nicht nur das Zentrum selbst, sondern auch die seitlich daran anschliessenden, bis dahin anlagenfreien Halspartien zeigen nun 2. Folge. Nur im Gebiet des Scheitelflecks bleibt auch weiterhin eine Lücke in der Anlagenverteilung bestehen.

Das Beckenzentrum hat sich wenig verändert was die 1. Folge betrifft. Hingegen sind im ganzen Zentrum und zwar sehr regelmässig verteilt (s. Fig. 13/2) die Anlagen der 2. Folge zu treffen.

Dasselbe gilt für die beiden vereinigten Schenkelzentren, deren 1. Folge (späte Höcker) überall von 2. Folge durchsetzt ist, wobei sich die Feststellung machen lässt, dass die Zwischenräume der Anlagen der 1. Folge möglichst vollständig ausgefüllt werden, indem sowohl die Quer- und Längslücken, als auch die Diagonalzwischenräume mit Anlagen besetzt werden (s. Fig. 13/3). Im Schulterzentrum fehlt 2. Folge noch vollständig.

Im Schwanzzentrum ist die 2. Folge mit zahlreichen Anlagen im Höckerstadium vertreten. Die Verteilung ist zwischen den Hauptreihen sehr unregelmässig und läuft bloss innerhalb der unteren Reihen einigermassen gesetzmässig ab (s. Fig. 13/4).

Das Br.Z. (s. Taf. 2, Fig. 9) fällt durch seine beträchtliche Vergrösserung (Ausdehnung auf die Unterschnabelfläche, in die Achselhöhle und gegen das Schulterzentrum) auf. Es hat die Verbindung mit dem Bauchseitenfeld aufgenommen. Die 2. Folge fehlt noch in seinem Bereich.

Das Bauchseitenfeld hat sich mit seiner ersten Folge auf 11 Längsreihen verbreitert, die Anlagen sind sehr gleichmässig entwickelt, 2. Federfolge fehlt noch.

Die Unterarmfläche ist mit 6 Reihen der 1. Folge ausgestattet, die mit 3 Reihen auf die Handfläche übergreifen und auch die Daumenfläche mit Anlagen versorgen. Das 2. Flügelzentrum ist mit dem 1. auf eine kurze Strecke in Verbindung getreten; es besetzt den grössten Teil der Oberarmfläche, nur dessen Hinterkante wird vom Schulterzentrum aus mit Anlagen beschickt. Soweit wäre die Anlagenverteilung entsprechend wie bei *Gallus*, wenn nicht der Verlauf der Unterarmreihen durch die diastataxische Verschiebung (D) anders gestaltet wäre (s. Fig. 13/5). Es ist hier am Platze, dieser Erscheinung einige kurze Bemerkungen zu widmen.

Das Problem der Diastataxie ist 1917 von H. Steiner einer so ausführlichen und gründlichen Darstellung unterzogen worden, dass wir uns hier möglichst auf seine Ergebnisse beziehen wollen. Auf die Frage der theoretischen Erklärung der Diastataxie können wir uns hier nicht einlassen, dazu ist die Auswahl unseres Materials zu eng getroffen. Es sei uns aber erlaubt, aus unseren Beobachtungen einige Ergänzungen zu dem Kapitel II der Steiner'schen Abhandlung: „Die embryonale Entwicklung der Federanordnung" zu geben.

An Hand des Studiums des diastataxischen Flügels der Ente und einiger anderer Formen kommt Steiner zum Schluss, „dass die diastataxische Federanordnung von Anfang an als solche angelegt wird. Irgendwelche Verschiebungen der Federreihen finden nicht statt, hätten auch gar keinen Sinn, weil die fünfte Transversalreihe selbständig und den übrigen gleichwertig angelegt wird" (p. 34). „Aus der Tatsache, dass Maj. 5 eine ganz selbständige Entwicklung besitzt, ergibt sich noch, dass die bisher als Sec. 5 bezeichnete Papille die sechste Schwungfeder darstellt" (p. 31).

Diese Angaben lassen sich auch für den embryonalen Flügel von *Vanellus* (s. Fig. 13/5), der von Steiner nicht untersucht worden ist, voll bestätigen; auch bei ihm sind die diastataxischen Verhältnisse zum vornherein festgelegt. Dasselbe wird sich später auch für *Larus*, *Sterna* und *Fulica* feststellen lassen.

Weniger sicher scheint mir hingegen, wenigstens was die Beobachtungen am Hühnchen angehen, die Ableitung der embryonalen Diastataxie beim eutaxischen Flügel. Es wurde bei der Darstellung des Hühnchenflügels schon ausführlich darauf hingewiesen, dass entgegen den Steiner'schen Angaben bei den frühesten Stadien des Auftretens von Unterarmanlagen keine solche „diastataxische" Lücke mit Sicherheit festgestellt werden kann (s. p. 178).

Die 2. Federfolge des Flügels tritt im Unterarmgebiet innerhalb der ersten beiden Reihen in sehr regelmässiger Anordnung auf.

Im Scheitelzentrum sind die Lücken zwischen den Mittelabschnitten (die median zusammengetreten sind) (s. Taf. 2, Fig. 12) und dem Oberaugenstreifen schmäler geworden (5-6 Anlagen). Oberhalb des Ohres bleibt noch ein anlagenfreier Fleck übrig. Die Ohröffnung selbst wird vom Unteraugenstreif ganz umgeben; unterhalb dieses Ringes befindet sich ein schmaler anlagenfreier Streifen, der mit der anlagenfreien Halsseitenfläche in Verbindung

steht. Die untere Schnabelfläche ist vom Brustzentrum her gleichmässig mit Anlagen bedeckt. Auch die Scheitelfleckkluke weist schwache Anlagen auf, die bloss den Scheitelwulst selbst noch frei lassen. 2. Folge findet sich vorerst nur in der Schnabelwurzelrone.

7. *Embryo vom 15. Bruttag* (N : Stad. 33): Länge = 31 mm. Flacher, aber deutlicher Eizahn am Unterschnabel. Skleralpapillen nicht mehr sichtbar, Scheitelwulst nicht mehr deutlich, Scheitelfleck mit schwach vermehrtem, an Intensität abnehmendem Pigment. Zehenkrallenanlagen und auf dem Lauf erste Ausbildung der Laufkörner. Das Verhältnis Unterarm : Hand = 1,1 : 1 gibt eine weitere relative Verlängerung der Hand an.

Die anlagenfreien Flächen sind nur noch gering an Zahl:

1. Ellbogenfläche.
2. 2 Längsstreifen auf der Unterseite des Schnabels.
3. Unterhalsmittelfläche.
4. Unterer Teil der Halsseitenfläche.
5. Rückenmittelfläche.
6. Lücke Mittelabschnitt Oberaugenstreif.

Die erste Federfolge zeichnet sich durch gleichmässiges Längenwachstum aus, weist aber im übrigen keine Besonderheiten auf. Die 2. Folge ist fast über den ganzen Körper ausgebreitet. Eine 3. Folge tritt neu dazu.

Das H.R.Z. hat sich auf die Schwanzoberseite ausgedehnt. Einheitliches Rückenzentrum.

Die 2. Folge besetzt den Mittelrain mit 2 Längsreihen neuer Anlagen. Auch im Zentrum selbst findet sich überall 2. Folge. Neu ist das Auftreten einer noch schwachen 3. Federfolge auf den Follikelrändern der 1. Folge. Die Anordnung ist eine entsprechende wie bei *Gallus*. Es sind allerdings auf diesem Stadium erst wenige Anlagen damit ausgestattet.

Im Mittelrain des V.R.Z. ist noch eine Lücke von 3-4 Anlagen Breite federfrei; daran schliessen sich nach aussen 2 Reihen von Anlagen der 2. Folge und dann folgen erst die Reihen der 1. Folge, die ihrerseits vollkommen von 2. Folge durchsetzt sind. Die 2. Folge hat ausser dem ganzen Zentrum (mkl. Scheitelfleckkluke) auch die Halsseitenfläche und die Lücke zwischen Schultergzentrum

und caudalem V.R.Z. besetzt. Der cephale Teil des Schulterzentrums steht mit dem V.R.Z. durch eine auffällige Brücke (2 Reihen) von hervorstechenden Anlagen in Verbindung (s. Taf. 2, Fig. 11). Auf den Follikelrändern der 1. Folge finden wir wiederum 3. Federfolge; sie ist vorläufig beschränkt auf den caudalen Teil des Zentrums, kann allerdings oft in der 3-4 Zahl auf einem Follikel auftreten.

Im B.Z. erreicht die 1. Folge spätes Fadenstadium (bis 4 mm Länge). Die 2. Folge erfüllt mit mittleren Höckerstadien das ganze Zentrum (s. Taf. 2, Fig. 11). Auch 3. Folge, meist 2 Anlagen auf einem Follikelwulst, lässt sich schon feststellen.

Im Schenkelgebiet liegen zwischen fadenförmigen Anlagen der 1. Folge mittlere Höckerstadien der 2. Folge, während die 3. Federfolge noch fehlt.

Das Schu.Z. hat sich nochmals verbreitert auf 9 Längsreihen, deren Anlagen ihr grösstes Ausmass in der Caudalregion erlangen (späte Fadenstadien). Die 2. Folge hat das ganze Zentrum belegt. 3. Folge konnte noch nicht beobachtet werden.

Im Schw.Z. haben sich die Zahlen- und Lageverhältnisse nicht verändert. Die 2. Folge hat sich um ein weniges ausgebreitet; es fällt aber auf, dass ihr Wachstum nur schwache Fortschritte macht. Bei einigen wenigen Anlagen der 1. Folge wachsen auf den Follikelrändern schwache Anlagen der 3. Folge hervor.

Das Br.Z., dessen stärkste Anlagen im caudalen Winkel zu treffen sind (Fadenstadien) hat die ganze Achselhöhle mit Anlagen versorgt und ist mit dem Schu.Z. verbunden. Eine gleichmässige Steigerung der Anlagenlänge von der Ventrallinie nach aussen sticht besonders hervor. Die Verbindung mit dem Bauchseitenfeld wird mit einigen durchgehenden Anlagenreihen bewerkstelligt. Die 2. Folge ist erst schwach entwickelt; sie bedeckt das ganze Gebiet des Zentrums und die Ventralmittelfläche. Die 3. Folge fehlt noch.

Im Bauchfeld wird der Charakter eines Feldes immer noch gewahrt, d. h. die Anlagen der ersten Folge zeigen eine gleichmässige Verteilung und ungefähr die gleiche Länge. Das Feld umfasst beiderseits den Nabel (10 Reihen) und endet vor der Kloake. Die 2. Folge (mittlere Höckerstadien) besetzt sowohl das ganze Feld als auch die Ventralmittelfläche.

Für den diastataxischen Flügel ist als wichtigste Veränderung innerhalb der 1. Folge die Verschiebung der untersten Unterarm-

reihe um die Flügelkante herum auf die Unterseite zu nennen. Die 2. Federfolge lässt sich nun innerhalb der 3 untersten Unterarmreihen feststellen (meist mit 2-3 Anlagen zwischen 2 Anlagen der 1. Folge); sie fehlt aber noch auf der Handfläche und in der Daumenzone.

Im Sch. Z. fällt als wichtigste Veränderung die Verkleinerung der Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif auf. Auch die übrigen federfreien Zonen werden sowohl durch erste als auch zweite Folge wesentlich eingeengt. Die letztere findet sich in der Schnabelwurzelzone, im Schnabelwinkel und auf der Unterfläche des Schnabels vor, sowie innerhalb der Ohrreihen und in einigen wenigen Exemplaren im Oberaugenstreif verstreut. Der Unteraugenstreif zeigt gleichmässig verteilt sehr schwache Anlagen der 2. Folge. Zusammenfassend kann man feststellen, dass auf diesem Stadium die 2. Folge sich gleichmässig ohne starkes Wachstum der Einzelanlagen ausgebreitet hat und dass in einzelnen Zentren (H.R.Z., V.R.Z., B.Z. und Schw.Z.) die 3. Folge neu auftritt.

Ähnlich wie bei *Gallus* sind es auch hier wieder diejenigen Zentren (H.R.Z., V.R.Z., B.Z. und Schw.Z.), die innerhalb der 1. Folge schon vorauseilten. Die Sukzession ist also in grossen Zügen wieder dieselbe.

8. *Embryo vom 16. Bruttag* (N: Die Normentafeln geben vom 15. Tag an keine weitern Angaben mehr.): Länge = 37 mm. Die helle Eizahnkappe des Oberschnabels wird von einem Pigmentring umgeben. Scheitelfleck verschwunden. Unterarm: Hand = 1,1: 1.

Das Stadium ist charakterisiert durch starkes Wachstum der 1. und 3. Federfolge, während sich die 2. Folge in einzelnen Zonen eher langsamer entwickelt. Die 3. Folge nimmt auch eine ganze Reihe von neuen Zentren in Beschlag.

Die Grössenverhältnisse der 1. Folge gehen aus den beigelegten Bildern hervor; die Verteilung selbst hat keine prinzipiellen Änderungen erfahren, sodass wir auf eine Darstellung der 1. Folge verzichten können.

Im H.R.Z. des Mittelrains ist die 2. Folge bis zu späten Papillenstadien vorgerückt, während die Anlagen im Zentrum selbst spätes Höckerstadium aufweisen. Die 3. Folge begleitet noch nicht alle Anlagen der 1. Folge; doch sind die Symmetrieverhältnisse bereits

zu erkennen: Die dorsalen Reihen zeigen am medianen Follikelrand je eine Anlage, während die lateralen Reihen bis zu 3 Anlagen auf der cephalen Seite des Follikels besitzen (s. Fig. 14, a). Die Anlagen der 2. Folge sind nicht von 3. Folge begleitet.

Im V.R.Z., dessen 2. Folge Höckerstadium zeigt, ist der Mittelrain ebenfalls mit den entsprechenden Anlagen ausgestattet. Die Verteilung dieser 2. Folge erfährt in der untern Halsseitenfläche eine besonders auffällige Hemmung; etwas oberhalb des Schulterzentrums ist nämlich eine quadratische Hautfläche von Anlagen noch vollkommen verschont und gegen seine Umgebung schroff abgeschnitten (s. Taf. 2, Fig. 9). Die 3. Folge, die bis in die Kopfregion das ganze Zentrum besetzt, fügt den einzelnen Federn der 1. Folge meist 2-3 Anlagen der 3. Folge zu.

Im B.Z. zeigt die 2. Folge in ihrer maximalen Ausbildung späte Papillenstadien. Die 3. Folge zeichnet sich durch grosse Regelmässigkeit in ihrer Anordnung aus, indem meist 2 Anlagen cephal bezw. median orientiert sind (s. Fig. 14, d).

In den Schenkelzentren zeigt sich insofern eine Änderung in der Ausbildung der 2. Folge, als auf diesem Stadium eine Differenzierung in 2 Wachstumstypen von Anlagen eintritt: Diejenigen Anlagen, die auf den Quer- und Längsverbindungen der Anlagen der 1. Folge liegen, wachsen schneller (späte Papillenstadien) als diejenigen, welche im dazwischenliegenden Bereich auftreten (Höcker) (s. Fig. 14, c). Die Besetzung mit 3. Folge geht bis zu 1-4 Anlagen pro Follikelwulst der 1. Folge, einige wenige Anlagen sind noch frei von 3. Folge.

Das Schulterzentrum beginnt, seinen caudalen Teil mit 3. Folge zu versorgen.

Die unregelmässige Verteilung der 2. Folge im Schwanzzentrum besteht noch; man beobachtet auffallend kleine, aber deutlich von der Haut sich abhebende Anlagen, deren Wachstum nur sehr langsam vonstatten geht. Die 3. Folge, die sich im ganzen Zentrum nachweisen lässt, tritt bei den stärksten Anlagen der Hauptreihen in der 4-5 Zahl auf, während die übrigen Anlagen nur 2 Exemplare besitzen.

Im Br.Z. hat die 2. Folge eine gute Steigerung der Entwicklung erfahren (späte Höcker); sie dehnt sich bis auf die Unterfläche des Schnabels aus.

Die 3. Folge steht erst in den ersten Anfängen ihrer Ausbreitung und Entwicklung.

Im Bauchfeld fällt die 2. Folge duch ihre regelmässige Anordnung auf, die mittleren Höckerstadien besetzen ausserhalb des Feldes auch die ganze Ventralmittelfläche. Die 3. Folge liegt erst innerhalb

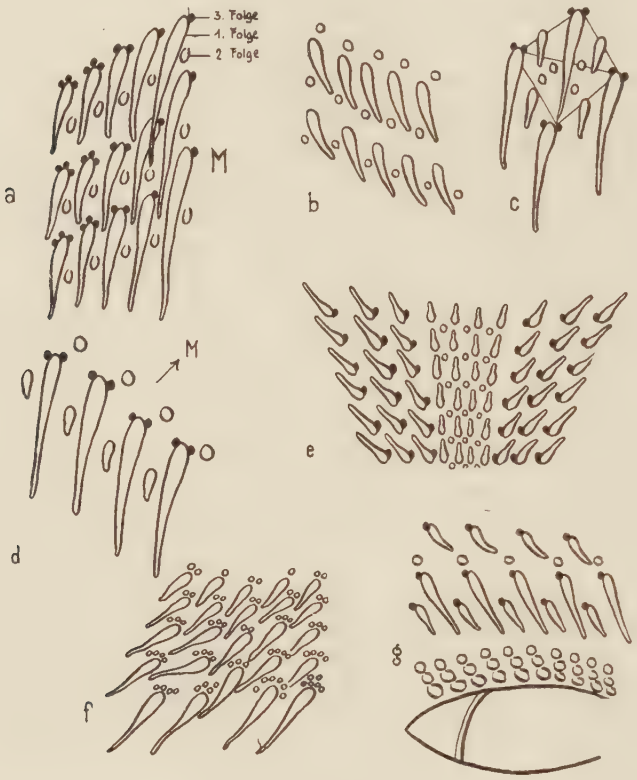


Fig. 14. — *Vanellus cristatus* Meyer.
Embryo vom 16. Bruttag.

a) H.R.Z., Anordnung der 3 Folgen. M = Mittelrain.
b) Bauchfeld, 1. und 2. Federfolge.
c) Schenkelzentrum, die beiden Wachstumstypen der 2. Folge.
d) Beckenzentrum, Anordnung der 3 Federfolgen, M = Mittelrain.
e) Scheitelzentrum, Mittelabschnitte, Anordnung und Symmetrieverhältnisse der 3 Folgen.
f) Partie aus dem linken Flügel in der Zone der diast. Lücke.
g) Partie aus dem Oberaugenstreif, alle 3 Folgen vorhanden.

der mittleren Reihen des Feldes ausgebreitet, sie ist nur schwer feststellbar.

Der diastataxische Flügel hat seine 2. Folge weiterhin von den

ursprünglichen Gebieten ausgehend sich ausdehnen lassen. Zwischen den 6 untersten Unterarmreihen finden sich bei den unteren Federanlagen 4-6 Anlagen der 2. Folge, während die oberen Anlagen nur einen Vertreter der gleichen Folge zeigen (s. Fig. 14, f).

Auch auf der Handfläche finden wir 2. Folge, die meist in einer Anzahl von 4 Exemplaren pro Feder vertreten ist. Die Daumenfläche besitzt nur schwache Anfänge der 2. Folge; dasselbe gilt für den Oberarm. Die 3. Folge fehlt der ganzen Flügelfläche.

Im Scheitelgebiet verteilt sich die 2. Folge (mittlere Höcker) auf die Schnabelwurzelzone, den Oberaugenstreif und die Unterschnabelfläche. Die 3. Folge des Scheitelzentrums hat die Anlagen der 2. Folge in ihrer Grössenentwicklung grösstenteils eingeholt; sie kommt z.T. auch in jenen Zonen vor, in denen die 2. Folge noch fehlt, wie z.B. in Teilen des Unteraugenstreifs.

Daneben findet sie sich in den äusseren Reihen des Mittelabschnittes bis hinauf zur Scheitelflecklücke und ebenso im Oberaugenstreif. Man beobachtet fast ausnahmslos nur die Einzahl bei den Anlagen der 3. Folge, daher lassen sich auch im Scheitelzentrum die Symmetrieverhältnisse der 3. Folge am klarsten übersehen:

Im Mittelabschnitt (s. Fig. 14, e) liegen die Anlagen immer auf der Medianseite der 1. Folge, sodass die Symmetrieachse sagittal zu liegen kommt. Im Oberaugenstreif finden sie sich stets auf der Dorsalseite der 1. Folge und im Unteraugenstreif umgekehrt immer auf der Ventralseite des Follikels. Im Überschneidungsgebiet dieser Streifen am hintern Augenrand dagegen sind 2 Anlagen pro Follikel vorhanden.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass vorläufig im Scheitelgebiet die einfachsten Symmetrieverhältnisse in bezug auf die 3. Folge bestehen.

9. *Embryonen vom 17.-19. Bruttag:* Länge = 38-45 mm. Oberschnabel über den Unterschnabel vorstehend, Eizahn des Oberschnabels als spitzer pigmentierter Höcker entwickelt, Eizahn des Unterschnabels nur schwach erhoben, Scheitelfleck fehlend.

Wie im letzten Stadium bezieht sich die Schilderung wiederum nur auf die 2. und 3. Federfolge; die 1. Folge zeigt selbstverständlich starkes Wachstum der Einzelanlagen, aber keine prinzipiellen Änderungen.

Innerhalb der 2. Folge ist in den meisten Zentren die Tendenz bemerkbar, zwischen den bereits vorhandenen Anlagen der 2. Folge einen neuen Schub von schwachen Anlagen einzuführen. Dies drückt sich im Vorhandensein zweier verschiedener Wachstumstypen aus, wie wir sie schon auf dem letzten Stadium im Schenkelzentrum feststellten. Die 3. Folge besetzt weitere Gebiete und vermehrt vor allem die Zahl der Anlagen pro Follikel.

Im Mittelrain des H.R.Z. sind neue Anlagereihen der 2. Folge hervorgetreten. Im Zentrum erreicht die 2. Folge spätes Papillenstadium, sie ist verhältnismässig dürftig entwickelt. Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum zu treffen, die Einzelanlagen sind gegen die Dorsalmittellinie orientiert. Einzig im Caudalabschnitt finden wir beidseitige Lage, also im Gesamten ähnliche Symmetrieverhältnisse wie bei *Gallus*.

Im V.R.Z. ist die 2. Folge im caudalen Teil schwach entwickelt und hinter der 1. weit zurückstehend. Im cephalen Teil aber sind die Anlagen durchschnittlich im späten Papillenstadium zu beobachten, und dort können sogar die beiden erwähnten Wachstumstypen unterschieden werden (*a*. frühes Fadenstadium, *b*. Höckerstadium). Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum vertreten, meist mit mehreren Anlagen pro Follikelwulst (maximal 4).

Im B.Z. unterscheiden sich die beiden Typen der 2. Folge durch ziemlich beträchtlichen Grössenunterschied (Papillenstadium-Fadenstadium). Die 3. Folge zeigt nur Grössenzunahme.

Im Sche.Z. hat der grössere der beiden auch hier zu treffenden Anlagentypen in seinem Wachstum beinahe die 1. Folge eingeholt, die Anlagen unterscheiden sich bloss noch durch einen deutlichen Unterschied im Durchmesser. Die 3. Folge hat sich wenig geändert.

Im Schu.Z. beschränkt sich die Verbreitung der 2. Folge immer noch auf die caudale Hälfte. Die 3. Folge zeigt ihre stärkste Entwicklung im caudalen Teil, in welchem sie oft die Follikelwülste der 1. Folge mit 5-6 dicht gedrängten Anlagen ausstattet.

Im Schwanzgebiet bleibt auffallenderweise die 2. Folge auf mittlerem Höckerstadium stehen; nur bei wenigen Anlagen ist ein weiteres Wachstum bis zu spätem Papillenstadium zu konstatieren. Umso stärker tritt die 3. Folge in Erscheinung, die mit 5-6 Anlagen pro Follikel oft dessen ganze Oberfläche belegt.

Im Brustgebiet sind sowohl im Zentrum selbst als auch auf der Ventralmittelfläche die beiden Typen 2. Folge festzustellen. Wir

wollen sie in Zukunft abkürzend mit bestimmten Buchstaben als 2. Folge *a* und 2. Folge *b* bezeichnen. Die erste zeigt im Brustzentrum spätes Papillenstadium, die letztere Höckerstadium. Während die 2. Folge *a* zahlenmässig nur schwach vertreten ist, dominiert auf diesem Stadium entschieden 2. Folge *b*, die das ganze Zentrum dicht besetzt. Die 3. Folge ist für das gesamte Zentrum obligatorisch.

Im Bauchfeld ist 2. Folge *b* überwiegend (Höcker), 2. Folge *a* (spätes Papillenstadium) nur spärlich anzutreffen; auf der Mittelfläche der Bauchseite sind beide Typen vorhanden. Die 3. Folge ist im caudalen Teil stärker vertreten als cephal.

Auf der Flügelfläche ist die 2. Folge bis zum oberen Rand und auch auf der Hand-, Daumen- und Oberarmfläche ausgebildet. Überall sind es mittlere Höckerstadien; von einer Differenzierung in zwei Wachstumstypen ist für den Flügel nichts zu bemerken (einzig auf dem Oberarm ist eine schwache Andeutung derartiger Verhältnisse zu beobachten). Die Verteilung der Anlagen ist eher unregelmässiger geworden durch deren Vermehrung. Auch auf der Unterseite des Flügels ist 2. Folge aufgetreten. Neu ist für die Flügelfläche die Ausbreitung einer 3. Folge auf der Daumen-, Hand- und Unterarmfläche (unterste Reihen). Überall sind aber die Anlagen äusserst schwach ausgebildet und nur als erste Andeutungen wahrnehmbar.

In den Mittelabschnitten des Scheitelzentrums ist die 2. Folge nicht weiter ausgebildet worden. Hingegen ist die frühere Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif sehr viel kleiner geworden und von 2. Folge weitgehend erfüllt. Ohrgebiet und Unterschnabelfläche zeigen eine sehr starke Besetzung mit 2. Folge. Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum vorhanden.

Zusammenfassend soll auf diesem Stadium nochmals auf die Differenzierung der 2. Folge in zwei Wachstumstypen und auf die weitere Ausbreitung der 3. Folge hingewiesen werden.

10. *Embryonen kurz vor Schlüpfen:* Länge = 47-60 mm. Starke Pigmentierung des Schnabels und erstes Auftreten des Cutispigmentes in der Haut.

Die Anlagen der 1. Folge haben sich überall sehr stark verlängert, sodass ein dichtes Geflecht von langen, fadenförmigen

Federn auch die anlagenfreien Flächen mit überdeckt. Als solche kommen im Moment des Schlüpfens noch in Betracht:

1. Rückenmittelrain.
2. Ellbogenfläche.
3. Halsseitenfläche (unterer Teil).
3. Schmaler Streifen über dem Auge.

Die Augenbulbusflächen sind nun ganz mit Anlagen überdeckt. Es wird also fast die ganze Embryonalzeit benötigt, um die Oberfläche der Augen mit Anlagen bedecken zu können. Die Federscheiden der einzelnen Anlagen der 1. Folge liegen nur noch ganz locker auf, und oft löst sich bei der geringsten Berührung die

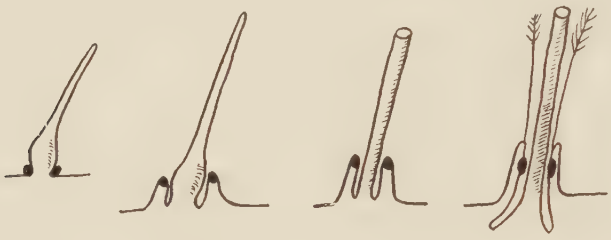


Fig. 15. — *Vanellus cristatus* M.
Schematische Darstellung des Einwachsens der 3. Federfolge (schwarze Punkte) auf den verschiedenen Entwicklungsstadien der 1. Folge.

Hülle los und lässt die Federn sich entfalten. Die Praepennae haben sich immer mehr in die Haut versenkt und bei dieser Gelegenheit z.T. auch bereits die 3. Folge in die Tiefe der Haut mitgenommen. An Hand einer Reihe von Präparationen lässt sich dieses Einwachsen auf die folgende Weise erklären (s. Fig. 15):

Wie wir aus den früheren Stadien ersehen konnten, tritt die 3. Folge etwa auf dem späten Papillenstadium der 1. Folge auf. In diesem Zustand sind die Anlagen erst mit geringen Follikeln ausgestattet, auf deren oberem Rand die Höcker der 3. Folge sitzen. Später werden die Follikelwülste mehr und mehr gehoben und mit ihnen auch die Anlagen der 3. Folge, sodass sie nun über der Hautfläche erhöht liegen. Mit dem weiteren Längenwachstum der Praepennae senken sich diese nun umgekehrt immer mehr in die Haut ein und damit wird nun offenbar auch die vorher aussen

liegende Fläche des Follikelwulstes nach innen gezogen, womit gleichzeitig das Verschwinden der 3. Folge in den letzten Embryonalstadien (s. auch *Gallus*) erklärt ist. Später werden sie, wie wir auch für *Vanellus* nachweisen können (s. p. 281), postembryonal wieder als Fadenfedern heraustreten. Dieses Einwachsen der 3. Folge durch die Einsenkung des Follikels 1. Folge erfolgt erst kurz vor Schlüpfen, aber derart unvermittelt, dass oft von einem Bruttag zum andern in gewissen Zentren die 3. Folge von der Oberfläche verschwunden ist. Die 2. Folge prägt ihre Differenzierung in zwei Wachstumstypen auf diesen letzten Embryonalstadien immer mehr aus.

Im H.R.Z. haben die Anlagen der 2. Folge im Mittelrain diejenigen der 1. Folge eingeholt, wenigstens was die Länge anbetrifft (der Durchmesser ist allerdings beträchtlich geringer). Im Zentrum selbst ist die 2. Folge nur spärlich vertreten in der Caudalzone, cephal ist 2. Folge *a* und *b* anzutreffen. Die 3. Folge ist bereits eingewachsen.

Im V.R.Z. weisen die Mittelrainanlagen der 2. Folge spätes Fadenstadium auf. Im Zentrum sind beide Typen vertreten. Die 3. Folge ist grösstenteils eingewachsen.

Auch das B.Z. zeigt 2. Folge *a* (lange Fadenstadien) und *b* (kurze Fadenstadien). Die 3. Folge ist bei den meisten Anlagen versenkt.

Im Sche.Z. ist die 2. Folge *a* von der gleichen Länge wie die Anlagen der 1. Folge, die 2. Folge *b* zeigt frühe Fadenstadien. Die 3. Folge ist nicht mehr auf der Oberfläche zu erkennen.

Das Schu.Z. zeigt nur im caudalen Teil 2. Folge, hier lassen sich nicht 2 Typen unterscheiden. Die 3. Folge ist eingewachsen.

Die 2. Folge des Schwanzzentrums hat ihre frühere Wachstumshemmung überwunden und ist in der Zwischenzeit bis zu frühen Fadenstadien vorgewachsen. Die 3. Folge ist bei einzelnen Anlagen noch in Form von kleinen, flachen, glänzenden Klümpchen erkennbar.

Das Brustzentrum zeigt eine 2. Folge, die so stark ausgewachsen ist, dass deren Anlagen (lange Fäden) kaum mehr von denjenigen der 1. Folge unterschieden werden können.

Die Brustmittelfläche enthält beide Typen der 2. Folge, die 3. Folge kann nicht mehr festgestellt werden.

Das Bauchfeld zeigt ziemlich entsprechende Verhältnisse. Die 3. Folge ist auch dort eingesenkt.

Auf dem Flügel ist die 2. Folge noch ungefähr in der gleichen Verteilung nachzuweisen.

Die 3. Folge ist (im Gegensatz zu anderen Zentren) bei zahlreichen Anlagen des Unterarms noch festzustellen, wenn auch in etwas reduziertem Zustand.

Ganz ähnliche Ausbildung zeigt das Scheitelzentrum. Auch dort sind die Anlagen der 2. Folge in ihrer Verteilung gleich geblieben, haben sich aber nicht stark vergrössert. Die 3. Folge ist z. T. noch erkennbar, ist aber sichtlich im Einwachsen begriffen.

Als wichtigste Veränderungen der Pterylose kurz vor dem Schlüpfen sind nach unserer Schilderung zu nennen:

1. Das starke Wachstum der 1. Folge.
2. Das weitere Bestehen von 2 Wachstumstypen innerhalb der 2. Folge.
3. Das Einwachsen der 3. Folge.

C. Vergleich Vanellus-Gallus.

Nachdem wir die ausführliche Schilderung der Embryonalpterylose von *Vanellus* durchgeführt haben, wollen wir kurz auf die wichtigsten Unterschiede gegenüber *Gallus* hinweisen.

Die 1. Federfolge verhält sich schon zeitlich (zufolge der verschiedenen Brutzeiten der beiden zu vergleichenden Arten) anders. Aber selbst wenn wir das Auftreten der Federanlagen mit relativen Entwicklungszeiten (in Bruchteilen der ganzen Brutzeit) angeben, bleiben diese Unterschiede bestehen: Bei *Gallus* finden wir die ersten Anlagen am Ende des ersten Drittels der Brutzeit (ca. 7 Tage), während diese bei *Vanellus* mit 11 Tagen, also erst gegen die Mitte der Brutzeit, auftreten. Mit anderen Worten, es steht dem Kiebitz ein viel geringerer Teil seiner Embryonalzeit für die Vorgänge der Federbildung zur Verfügung, als wir das bei *Gallus* fanden. Diese zeitliche Einschränkung findet nun ihren Ausdruck vor allem in einer viel konzentrierteren Aufeinanderfolge der einzelnen Zentren. Wir fanden ja tatsächlich, dass die meisten Zentren gleichzeitig auftraten. Besonders auffällig ist diese zeitliche Verschiebung und das, verglichen mit den anderen Federgebieten, vorgerückte Erscheinen bei den Schulter- und Brustzentren zu beobachten.

Wenn man von diesen starken zeitlichen Unterschieden absieht, so sind die Orte der Zentrenbildung am Körper im grossen und ganzen ähnliche. Es tauchen die gleichen Bezeichnungen wie bei *Gallus* wieder auf. Einzig im Gebiet der Ventralfläche sehen wir uns zu einer neuen Benennung veranlasst, indem wir dort von einem Bauch-f e l d sprechen, da die Anlagenverteilung und -gestaltung eine sehr gleichmässige ist. Es muss das als ein eher ursprüngliches Merkmal der Pterylose gewertet werden. Trotz dieser Gleichartigkeit in der Verteilung der 1. Folge sind doch für einzelne Zentren gewisse Abweichungen von den Verhältnissen bei *Gallus* zu nennen, die von theoretischer Bedeutung sind. So fanden wir, dass die beiden Rückenzentren bei *Vanellus* von Anfang an der Länge nach geteilt erscheinen, während sie bei *Gallus* unpaarig ausgebildet waren. Daraus ergibt sich sozusagen als logische Folge die Ausbildung eines dorsalen „Mittelrains" bei *Vanellus*, der bei *Gallus* eigentlich bloss angedeutet ist und sicher nicht von Anfang an besteht. Diese doppelte Anlage der Rückenzentren möchte ich als Spezialisierung der Pterylose gegenüber dem einfacheren Verhalten bei *Gallus* hervorheben. Einen entsprechenden Unterschied fanden wir in der Ausbildung des Schwanzzentrums. Auch darin weicht *Vanellus* von der einfachen Reihenanordnung bei *Gallus* ab zugunsten einer Verschiebung der oberen Reihen gegenüber den Hauptreihen.

Die Diastataxie des Flügels dagegen ist nach Steiner eher als ein ursprüngliches Merkmal zu werten.

Die Abweichungen im Scheitelzentrum, vor allem die Spaltung seiner ersten Anlage in Mittelabschnitt und Oberaugenstreif, sind mit Leichtigkeit auf die Wachstumsverhältnisse von Augen und Gehirn zurückzuführen.

Besonders stark abweichend ist nun aber die Ausbildung der 2. Federfolge. Während wir bei den Galli eine Beschränkung auf ganz bestimmte Körperstellen vorfanden (Schwanz, Flügel, Halsseite und Brustmitte), die mit der postembryonalen Ausbildung der 1. Folge an jenen Stellen in engem Zusammenhang steht, finden wir bei *Vanellus* eine maximale Ausdehnung dieser Federfolge auf die sämtlichen Zentren und den Grossteil der von der 1. Folge verschonten Hautpartien. Einzig in der quadratischen Fläche der Halsseite ist ein vollkommener Mangel von Anlagen auch der 2. Folge zu beobachten. Ich möchte diese Tatsachen so deuten,

dass bei dieser 2. Ontogenesenstufe das Dunenkleid nicht nur der 1. Folge (Praepennae), sondern auch dasjenige der 2. Folge (Praeplumae) eine sehr viel beträchtlichere Rolle spielt als bei der 1. Ontogenesenstufe, wo schon frühzeitig die definitiven Konturfedern mit entsprechenden Wärmeschutzeinrichtungen hervortreten. Das wird noch durch die weitere Beobachtung unterstrichen, wonach nicht nur ein, sondern im Grunde genommen zwei Schübe von Anlagen der 2. Folge (unsere 2. Folge *a* und *b*) entwickelt und in den einzelnen Zentren verteilt werden. Es ist dies offensichtlich als eine maximale Ausbildung der 2. Folge überhaupt zu werten, während bei den Galli gleichsam „noch nicht" die volle Ausbildung der 2. Folge erreicht ist. Diese Deutung entspricht der Auffassung, dass in der 2. Ontogenesenstufe das Dunenkleid der Nestflüchter eine maximale Ausbildung erfährt.

Die 3. Folge schliesslich scheint bei beiden Formen annähernd dieselbe Bedeutung zu haben, der Prozess des Einwachsens läuft in den letzten Embryonalstadien ähnlich ab und auch die Symmetrieverhältnisse ihrer Verteilung sind, soweit beobachtet, entsprechende.

D. **Die Embryonalpterylose von Fulica atra L.**

Eine Gattung aus der Gruppe der Galliformes (*Gallus*) vertritt in unserer bisherigen Darstellung der Pterylosen den Typus einer ursprünglichen Ontogenese mit früher Flugfähigkeit. *Vanellus* wurde aus der Gruppe der Charadriiformes als Beispiel aus der 2. Ontogenesenstufe nach Portmann gewählt. Damit kann aber die Schilderung von Pterylosen dieser 2. Stufe nicht abgeschlossen werden, sondern wir wählen als weitere Gruppe eine durch zahlreiche Sonderentwicklungen gekennzeichnete und aufschlussreiche, nämlich diejenige der Ralli. Wir benützen als Beispiel aus dieser Formenreihe *Fulica atra* L., das Blässhuhn. Es rechtfertigt sich eine ausführliche Darstellung seiner Embryonalpterylose aus verschiedenen Gründen. Vorerst fehlt in der Literatur jegliche zusammenhängende Beschreibung der Pteryloseverhältnisse dieser Gruppe auf embryonalen Stadien. Andererseits schliesst sich die Gruppe, wie wir dem Gadow'schen System entnehmen können, sehr gut an die bereits besprochenen Charadriiformes an: „Die nächsten Verwandten der Charadriiformes sind die Gruiformes", innerhalb derer er die Rallen als Untergruppe einreiht. „Beide

zusammen bilden einen starken Ast, dem sich dann die Galliformes anschliessen." Ein dritter Grund, der uns zu einer ausführlichen Darstellung veranlassen kann, ist die Tatsache, dass wir es mit einer phylogenetisch alten Gruppe zu tun haben, was schon aus ihrem fossilen Vorkommen und aus ihrer kosmopolitischen Verbreitung hervorzugehen scheint. Weiterhin vermag uns auch die oft zu treffende und auch für *Fulica* doch z. T. nachweisbare Reduktion der Flugfähigkeit (s. Postembryonalentwicklung von *Fulica*, p. 285) zu interessieren, die sich bei einzelnen Vertretern der Ralli, deren Vorkommen sich auf wenige Ozeanische Inseln beschränkt, bis zur vollkommenen Flugunfähigkeit gesteigert hat. Auch die erwiesenermassen nachträgliche Anpassung an das Wasserleben, die für *Fulica* gilt, und die Heinroth mit der Bezeichnung „einer ins Wasser gegangenen Ralle" charakterisiert, muss gewisse Auswirkungen innerhalb der Federbildungsvorgänge hinterlassen haben. Schliesslich kann für *Fulica atra* speziell die Entwicklung ganz besonders hervorstechender juveniler Kopfzeichnungen auf der Grundlage einer Entwicklung von speziellen Kölbchenanlagen ein gewisses Interesse beanspruchen.

Auch bei *Fulica* handelt es sich, wie oben schon erwähnt, um einen Vertreter der 2. Ontogenesenstufe, also um einen Nestflüchter mit dichtem, gut entwickeltem Nestlingsgefieder. Gerade das letztere hat aber in der Darstellung seiner postembryonalen Verhältnisse bis jetzt noch nicht die Beschreibung erfahren, die ihm gebührt, sind doch selbst bis in das Werk von Stresemann im Kükenthal'schen Handbuch mehrere unrichtige oder ungenaue Angaben über das Nestkleid einiger Rallen eingegangen, die einer Korrektur bedürfen. Die Grundlage dazu müssen wir aber vorerst durch die Darstellung der embryonalen Pterylose schaffen, wobei wir allerdings die Pigmentierungsverhältnisse grösstenteils unberücksichtigt lassen müssen.

1. *Embryonen vom 4.-7. Bruttag.*

Die frühesten Stadien, die untersucht wurden, sind charakterisiert durch den vollständigen Mangel an äusserlich auffälligen Integumentgebilden: Es fehlen sowohl Skleralpapillen als auch Nickhautanlagen, sowie irgendwelche Federanlagen. Die Lidanlagen sind erst in den frühesten Anfängen feststellbar. Bis zum 5. Bruttag sind die Kiemenspaltenanlagen noch deutlich zu erkennen.

2. *Embryo vom 8. Bruttag.*

Bis zum 8. Tag haben sich die Augenlider stärker vorgewölbt und die erste Nickhautanlage, die etwa einen Sechstel des Augenumfanges in Anspruch nimmt, ist ausgebildet worden.

Die ersten Federanlagen, die wir bei einem Embryo mit etwas weniger als 8 Tagen Brutzeit vorfanden, sind in Form einer Doppelreihe zu beiden Seiten eines von allem Anfang an deutlich in Erscheinung tretenden „Mittelrains" angeordnet. Man zählt auf der ganzen Längserstreckung insgesamt 19 Anlagen, die aber im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Formen von der Schwanzfläche bis auf die Höhe des Schultervorderendes ohne Unterbrechung durchziehen, also bis in diejenige Region hineinragen, die bei den bisher beschriebenen Arten von einem V.R.Z. in Anspruch genommen wurde. Von einem vorderen Zentrum ist aber auf diesem Stadium keine Spur vorhanden. Diese Tatsache muss ganz besonders festgehalten werden und scheint mir von grosser Bedeutung zu sein.

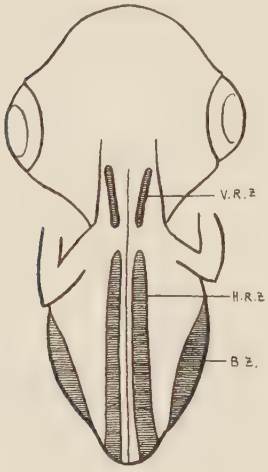


Fig. 16. — *Fulica atra* L. Embryo vom 8. Bruttag. Dorsalansicht.

Bei einem etwas älteren Embryo von genau 8 Tagen Brutzeit sind die Federanlagen stärker ausgebreitet. Die eine Reihe des oben genannten Rückenzentrums hat sich jederseits auf 3-4 vermehrt, und dazu kommt nun auf jeder Körperseite etwa in der Mitte der Oberhalsfläche je eine Reihe von 7-8 Anlagen, die leicht schräg nach aussen (s. Fig. 16) zieht und vom eigentlichen Rückenzentrum deutlich abgetrennt ist.

Diese erste Andeutung eines V.R.Z. weicht von den bisher getroffenen Verhältnissen sehr weitgehend ab.

Als weitere Zentren sind noch zu nennen: jederseits ein Beckenzentrum (4-5 Reihen mit maximal 15 Anlagen) und ganz caudal je ein Schwanzzentrum, das vorläufig erst aus einer sehr schwach entwickelten Anlagenreihe besteht.

Die übrigen zukünftigen Anlagengebiete sind z. T. bereits in Form von Anlagenleisten zu erkennen (Schultergebiet und Brustgebiet).

3. *Embryo vom 9. Bruttag:* Länge = 18 mm. Erste Ausbildung der Skleralpapillen: rechtes Auge: 13
linkes Auge: 14.
Nickhaut einen Drittel des vorderen Augenrandes umfassend, Lidränder stark vorstehend.

Auf der Rückenfläche sind die Verhältnisse derart anders gestaltet als bei den bisher besprochenen Formen, dass wir etwas ausführlicher darauf eingehen müssen. Auf dem 9-Tagestadium ist die Bedeckung mit Anlagen eine gleichmässig durchgehende, die in Form von 2 Bändern (Breite 5-7 Anlagen) zu beiden Seiten des „Mittelraines" von der Schwanzfläche bis auf die Höhe der Ohröffnungen reicht. Der Charakter eines Zentrums ergibt sich schon aus der langsamen Abnahme der Anlagengrösse und ihrer Differenzierung in cephaler Richtung. Die früheren Einzelreihen zu beiden Seiten der Rückenfläche, die man als eine allerdings nur schwache Andeutung eines V.R.Z. deuten muss, sind so vollständig in das erwähnte Anlagenband aufgenommen worden, dass man kaum mehr einen Unterschied in der Anlagenausbildung erkennen kann und wir in Zukunft dementsprechend nur noch von einem einheitlichen Rückenzentrum sprechen werden. Diese auffällige und vollkommene Verschmelzung zu einer Einheit auf derart frühen Stadien ist gewiss nicht bedeutungslos in der Wertung der ganzen Pterylose. Die Doppelseitigkeit (Länge 40 Anlagen) dieses Zentrums geht allerdings nicht bis zur Schwanzfläche durch, sondern der unterste Abschnitt des Rückenzentrums ist auf eine Länge von 16 Anlagen unpaarig und median gelagert. Dementsprechend geht auch der „Mittelrain" in caudaler Richtung nicht ganz durch. Die Anordnung der Einzelanlagen ist eine auffallend reguläre und nach den früher schon gefundenen Orthogonalenreihen gerichtete. Als besonders hervorstechende Tatsache ist noch zu erwähnen, dass der vorderste bis zur Ohröffnung reichende Teil des Rückenzentrums nur durch eine schwache Anlagenreihe jederseits vertreten ist.

Das Beckenzentrum hat sich auf 8-9 Anlagenreihen verstärkt, die durch dichte Lagerung der einzelnen schwachen Anlagen auffallen, daneben sind noch 2 weitere Reihen von dorsalwärts

anschliessenden Anlagen zu erwähnen, die im Gegensatz zum eben beschriebenen Teil des Zentrums eine sehr lockere Anordnung von durchschnittlich grossen Anlagen (s. Fig. 17, b) zeigen.

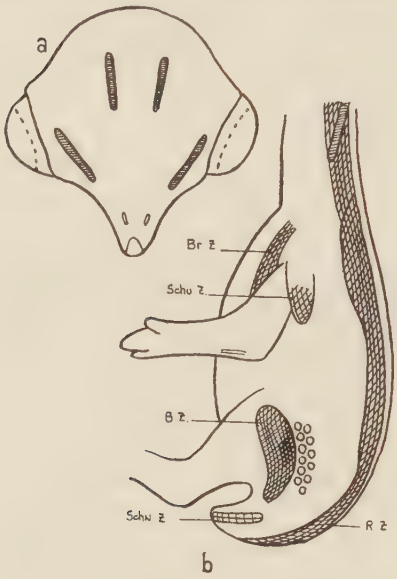


Fig. 17. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 9. Bruttag.
a) Scheitelfläche, Federanlagenleisten.
b) Übrige Körperzentren.

Das Schwanzzentrum weist auf diesem Stadium 2 Hauptreihen mit je 7 dicht aneinander gereihten Anlagen auf. Die untere d.h. ursprünglichere Reihe ist die stärker ausgebildete. Die Schulterzentren bestehen aus 3 kurzen, nur schwach angedeuteten Reihen.

Auf der Brustfläche liegt auf jeder Seite ein deutliches Brustzentrum, bestehend aus 4 Reihen, deren Anlagen eine Zunahme ihrer Grösse in lateraler und caudaler Richtung erfahren.

Die Bauchfläche zeigt noch keine Anlagen.

Auf dem Unterarm tritt eine erste, unterste Anlagenreihe mit nur schwachen Anlagen hervor.

Auf der Scheitelfläche lassen sich vorerst bloss 2 Federanlagenleisten ohne individualisierte Anlagen feststellen.

Die eine folgt der Richtung des oberen Augenrandes, die andere läuft etwas seitlich verschoben parallel der Scheitelmittellinie (s. Fig. 17, a).

4. *Embryo vom 10. Bruttag:* Länge = 27 mm. Der Skleralring des Auges ist geschlossen, er weist 15 Papillen auf und ist noch nicht von der Nickhaut bedeckt. Erste Anlage der für *Fulica* typischen Stirnplatte; sie ist an der Basis breit und läuft nach oben spitz aus.

Um die Angaben über Anlagenverteilung möglichst kurz fassen zu können und vor allem zur Vermeidung von Wiederholungen

weisen wir auf die beigefügte Projektionsdarstellung (s. Fig. 18), die nach dem gleichen Prinzip hergestellt wurde wie diejenigen von *Gallus*. Es sollen nur einige Ergänzungen für das Verständnis der wichtigsten Veränderungen gegeben werden.

Das einheitliche Rückenzentrum fällt im cephalen Teil durch eine nur geringe Verlängerung, dagegen durch eine starke seitliche Ausbreitung mit Hilfe von grossen, aber locker und unregelmässig verteilten Anlagen auf, die sogar im obersten Viertel auf die Halsunterfläche und daran anschliessend auch auf die Schnabelunterfläche übertreten. Der „Mittelrain" reicht cephal bis zum Vorderende des Schulterzentrums, während er caudal durch neu auftretende Anlagen verkürzt worden ist. Das führt gleichzeitig zu einer relativen Verlängerung des unpaaren Abschnitts des Rückenzentrums. Die Einzelanlagen erreichen mittleres Höckerstadium.

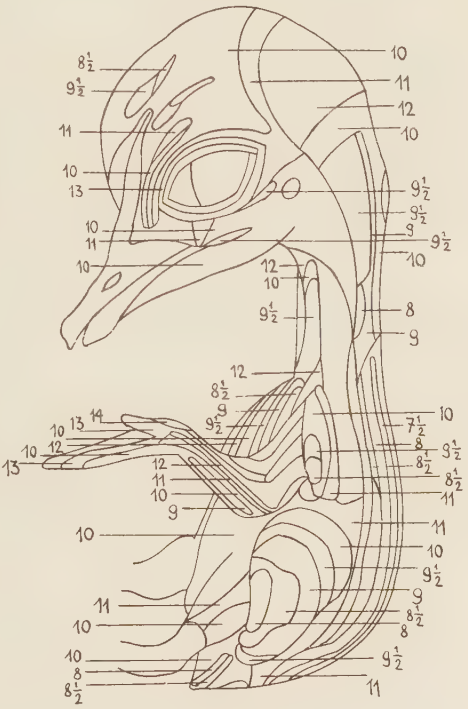


Fig. 18. — *Fulica atra* L.
Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae).
Die Ausbreitungskurven der Embryonalstadien wurden in das Stadium des 13. Bruttages projiziert.
Seitliche Ansicht.

Das Beckenzentrum zeigt immer noch eine Differenzierung in Hauptreihen (9) und lockerer angeordnete Nebenreihen (7), die sich beide beträchtlich ausgebreitet haben. Das Schwanzzentrum hat sich mit 3 Reihen auf die Unterseite erweitert.

Das Schulterzentrum zeigt 9 Längsreihen mit 18-20 Anlagen.

Das Brustzentrum, das seinen Zentrumscharakter durch eine Abnahme der Anlagengrösse in cephaler und medianer Richtung wahrt, erreicht seine cephale Grenze im obersten Viertel der Unterhalsfläche an derjenigen Stelle, an der es mit dem Unterhalsteil

des Rückenzentrums zusammentrifft. Dort ist auch die obere Grenze der anlagenfreien Halsseitenfläche zu treffen.

Ein Bauch f e l d überdeckt vom 10. Bruttag an die caudale Bauchfläche in vollkommen gleichmässiger Verteilung, es ist bloss vom Brustzentrum noch abgetrennt. Wir finden also auch bei *Fulica* typischen Feldcharakter im caudalen Teil der Bauchfläche.

Die Schenkelfläche wird wie bei den bereits beschriebenen Gattungen von zwei Teilzentren aus mit Anlagen versorgt. Die Unterseite des Schenkels erhält ihre Anlagen vom Bauchfeld aus.

Der Flügel, der durch einen relativ kurzen Handabschnitt gekennzeichnet ist, besitzt 3 Unterarmreihen, in denen die diastataxische Lücke von Anfang an erkennbar und deutlich entwickelt ist. *Fulica* zeigt also hierin gleiche Verhältnisse wie *Vanellus*. Auf der Handfläche liegen erst 2 schwache Anlagenreihen.

Zu beiden Seiten der Stirnplatte haben sich die früheren Federanlagenleisten zu Seitenabschnitten eines Scheitelzentrums von 6 Anlagen Breite entwickelt. Davon abgetrennt liegt jederseits ein Oberaugenstreif (5 Anlagen Breite), der sich ebenfalls aus der entsprechenden Anlagenleiste gebildet hat. Ein kurzer Unteraugenstreif (4 Anlagen Breite) entsteht im Anschluss an ein isoliertes Ohrzentrum. Auffällig ist dabei der vollständige Mangel irgendwelcher anlagenfreier Flächen um die Ohröffnung herum (vergl. *Gallus* und *Vanellus*).

5. *Embryo vom 11. Bruttag:* Länge = 26 mm. Skleralring zur Hälfte vom untern Nickhautrand überwachsen, Stirnplatte verbreitert.

Auf dem Stadium von 11 Tagen tritt für *Fulica* zum ersten Mal die 2. Federfolge auf. Trotzdem noch nicht alle Hautflächen mit Anlagen dieser Folge ausgestattet sind, fällt doch schon auf, dass wir es nicht mit einer beschränkten Verteilung auf einige wenige Hautflächen zu tun haben, sondern dass eine allgemeine Verteilung der Anlagen ähnlich dem *Vanellus*-typus vorliegt.

Im Rückenzentrum (s. Fig. 19), das die Verbindung mit dem Beckenzentrum hergestellt hat (7 Längsreihen pro Hälfte), dringen die Anlagen der 2. Folge von der Mitte aus bis in die 3. Längsreihe der 1. Folge vor. Auch der „Mittelrain" ist mit mehreren Reihen dieser Folge ausgestattet. Im oberen Cephalgebiet, das durch 2 besonders stark entwickelte Längsreihen der 1. Folge

ausgezeichnet ist, fehlt sie allerdings noch, ebenso in den caudalen Zonen des Zentrums. Trotz der noch nicht vollständigen Besetzung fällt einem von Anfang an auf, dass sich das Rückenzentrum auch im Verhalten der 2. Folge als Einheit darstellt.

Das Beckenzentrum, das mit seiner 1. Folge seine maximale, relative Ausdehnung auf dem Körper erreicht hat, weist innerhalb der 3 äussersten lateralen Hauptreihen einige schwache Anfänge von 2. Folge auf.

Auch im Schwanzzentrum sind nur wenige Anlagen dieser Folge dorsal von der oberen Hauptreihe zu verzeichnen.

Im Schulterzentrum, das sich nur wenig vergrössert hat, fehlt noch jede Spur einer 2. Folge.

Fig. 19. — *Fulica atra* L. Embryo vom 11. Bruttag. Partie aus dem Rückenzentrum, 1. und 2. Federfolge.

Brustzentrum und Bauchfeld unterscheiden sich weiterhin durch die Verschiedenheit in ihrer Anlagenverteilung; das erste bewahrt Zentrencharakter, das letztere bleibt ein deutliches Anlagenfeld (Ausbreitung s. Projektionsdarstellung Fig. 18). Das Brustzentrum erreicht seine Cephalgrenze im oberen Viertel der Unterhalsfläche; dort grenzt es an den Unterteil des Rückenzentrums an. 2. Folge fehlt auf der ganzen Ventralfläche. Das gleiche gilt für Flügel und Scheitelzone, während andererseits auf der Schenkelfläche anschliessend an die 2. Folge des Beckenzentrums einzelne Anlagen zu treffen sind. Auf der Flügelfläche hat eine Vermehrung der Reihen der 1. Folge stattgefunden: 4 Unterarmreihen, 3 Oberarmreihen, 2 Handreihen.

Auf der Kopffläche schliessen sich die Teilzentren immer näher aneinander und füllen die Anlagenlücken aus (s. Verteilungsschema).

6. *Embryonen vom 12. und 13. Bruttag:* Länge = 30 mm. Skleralring vollständig von der Nickhaut überwachsen. Erstes Auftreten der Laufschilder, Nasenöffnungen vorhanden, aber noch nicht nach aussen durchgebrochen, erste Anlage des oberen Eizahnes.

Ausser der weiteren Entwicklung der 2. Folge muss auf diesen Stadien vor allem auch wieder auf die Ausgestaltung der 1. Folge geachtet werden, die eine äusserst auffällige Differenzierung ihrer Einzelanlagen zeigt, welche bis jetzt noch nicht angetroffen wurde.

Im Rückenzentrum z. B., das in den mittleren Zonen seiner Längserstreckung bereits frühe Fadenstadien aufweist, haben die beiden vorderen, hervorstechenden Längsreihen auf der Höhe der Ohröffnungen zwei deutlich verschiedene Sorten von Anlagen ausgebildet (s. Fig. 20, a): Die weiter fortgeschrittene zeigt frühe Fadenstadien, dazwischen entwickeln sich Anlagen auf frühem Höckerstadium. Genau das gleiche zeigt sich etwas weniger drastisch

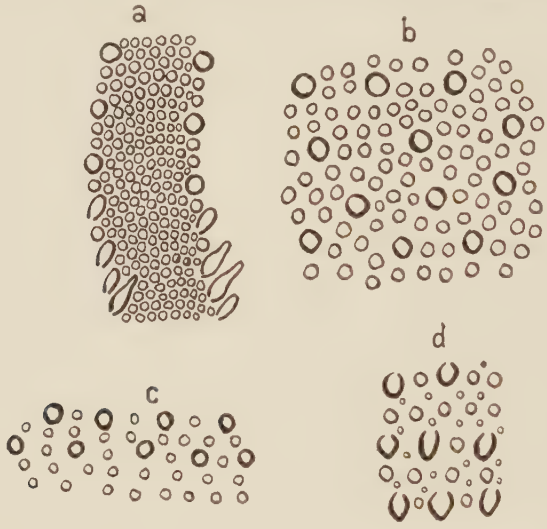


Fig. 20. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 12. Bruttag.

a) Vorderster Teil des Rückenzentrums: 2 Sorten von Anlagen der 1. Folge.
b) Unterschnabelfläche.
c) Hinterkopffläche.
d) Partie aus dem Beckenzentrum, 2 Sorten der 1. Folge und kleine Anlagen der 2. Folge.

ausgebildet auch im ganzen Hinterkopfgebiet (s. Fig. 20, c) und im Unterschnabelteil des Rückenzentrums (s. Fig. 20, b). Einzig im Gebiet des Scheitelflecks sind diese Unterschiede nicht festzustellen.

Man gewinnt aus diesen Beobachtungen den Eindruck, dass einzelne der vorher gleich ausgebildeten Anlagen der 1. Folge im

Wachstum ganz beträchtlich vorauszueilen beginnen. Diese Tatsache, die wir bei typischen Nesthockern in Form einer sehr viel stärker ausgebildeten Differenzierung einiger weniger Embryonaldunen und der Reduktion der Grosszahl der übrigen ebenfalls auffinden können, scheint uns trotz des späteren Ausgleichs auch bei *Fulica* der Erwähnung wert. Dass es sich bei diesen kleineren Anlagen nicht um die 2. Federfolge handeln kann, geht daraus hervor, dass die 2. Folge zwischen den eben genannten Anlagen in gewohnter Verteilung und Grössenentwicklung auftritt (s. Fig 21). Die Schwierigkeit der Unterscheidung von 1. und 2. Folge tritt sehr viel mehr in den sog. „Rain"Gebieten zu Tage, wo es vor allem in den Randzonen oft fast unmöglich ist, jetzt schon genau zu entscheiden, ob es sich bei einer in Frage stehenden Einzelanlage um 1. oder 2. Folge handelt. In Figur 21 b sind diese Verhältnisse für das Übergangsgebiet zwischen Rückenzentrum und Schulterzentrum („Halsseitenrain") abzulesen. Auch diese Tatsachen, wie die früher schon erwähnten Umgestaltungen im „Mittelrain" erweisen wieder erneut die Oberflächlichkeit der Unterteilung von Federbezirken in Raine und Fluren.

Die 2. Federfolge besetzt das Rückenzentrum cephal bis an das vorderste Viertel des Oberhalses, wobei auch der „Mittelrain" mit mehreren Reihen dieser Folge versehen wird.

Die Einzelanlagen (Höckerstadien) liegen stets zwischen den Schrägreihen der 1. Folge, nicht innerhalb derselben. Im vordersten Abschnitt des Rückenzentrums reichen vorläufig die Abstände zwischen den Anlagen der 1. Folge nicht aus, um eine Einschiebung von 2. Folge überhaupt möglich zu machen.

Das Beckenzentrum, das schon auf früheren Stadien eine Differenzierung in Haupt- und Nebenreihen zeigte, bildet, ebenso wie das Rückenzentrum, 2 Sorten von 1. Folge aus, und zwar vorwiegend innerhalb der Nebenreihen (s. Fig. 20, d). Auch hier liegt dazwischen die 2. Folge mit sehr schwach entwickelten Anlagen auf dem Höckerstadium, die bereits das ganze Beckenzentrum in Beschlag nehmen.

Im Schwanzzentrum haben sich die Zahlenverhältnisse der 1. Folge wenig geändert, hingegen sind die einzelnen Anlagen bereits zu langen Fäden ausgewachsen. Die 2. Folge schiebt sich von dem Raum zwischen den Hauptreihen ausgehend zwischen die unteren und oberen Reihen ein.

Im Schulterzentrum ist die maximale Grössenentwicklung der 1. Folge (lange Fadenstadien) im caudalen Teil zu treffen. Die 2. Folge nimmt erst ungefähr die caudale Hälfte des Zentrums ein.

Das Brustzentrum, dessen Caudalanlagen auf mittlerem Fadenstadium stehen, lässt seine Schrägreihen ohne Unterbrechung in diejenigen des Bauchfeldes übergehen. Die frühere Grenze zwischen

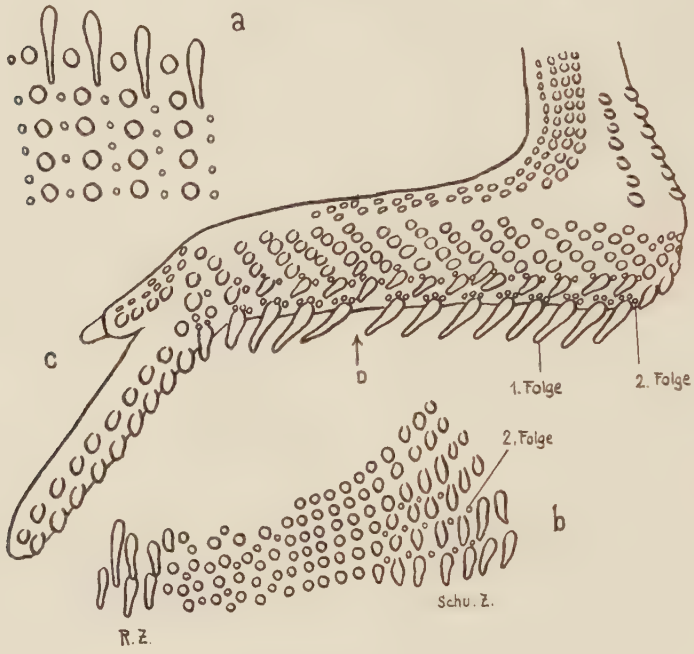


Fig. 21. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 13. Bruttag.

a) Rückenzentrum, Verteilung von 1. und 2. Folge.
b) Übergangszone zwischen Rükkenzentrum (R.Z.) und Schulterzentrum (Schu. Z.).
c) Linker Flügel, diastataxische Lücke (D), Ausbreitung der 2. Federfolge.

den beiden Anlagenbezirken ist einzig aus einer kleinen Knickung dieser durchgehenden Reihen zu erkennen. Die 2. Folge besitzt erst wenige schwache Vertreter im Unterhalsteil des Zentrums.

Im Bauchfeld, dessen Anlagen immer noch durchwegs gleich entwickelt sind (Papillenstadien), tritt die 2. Folge zuerst in den caudalen und lateralen Bezirken auf.

Der Schenkel ist bereits auf dem 12. Bruttag in dichter Besetzung mit 2. Folge (mittlere Höcker) ausgestattet. Die Anlagen der 1. Folge zeigen daneben frühes Fadenstadium.

Auf dem diastataxischen Flügel liegen am 13. Bruttag 7 Unterarm- und 2 Handreihen, während das 2. Flügelzentrum immer noch von diesen Anlagen getrennt und der Oberarm nur zum Teil besetzt ist. In der untersten Unterarmreihe, die bereits um die basale Kante herum verschoben wird, fällt die diastataxische Lücke und vor allem auch eine Wachstumshemmung bei einer einzelnen Anlage auf, die ganz distal auf der Höhe der 1. Reihe liegt (s. Fig. 21, c). Die 2. Folge hat die Räume zwischen den 3 basalen Unterarmreihen belegt. Meist liegen 3 kleine Anlagen in einer Gruppe dicht beisammen.

Das Scheitelzentrum hat sich insofern verändert, als es seine einzelnen Teile untereinander in Verbindung gesetzt und sich auch gegen die Schnabelwurzel hin vergrössert hat (s. Verteilungsschema). Ebenso sind am 13. Bruttag die Lidränder mit Anlagen der 1. Folge besetzt. Die 2. Folge zeigt erste Anfänge ihrer Entwicklung im Oberaugenstreif und im Seitenabschnitt.

In den besprochenen Stadien fanden wir neben der stärkeren Ausbreitung der 2. Federfolge als neue Erscheinungen der Pterylose in erster Linie die Differenzierung der Anlagen innerhalb der 1. Folge in rascher wachsende und langsamer fortschreitende.

7. *Embryonen vom 14.-16. Bruttag.*

Auf diesen weiteren Embryonalstadien sind es neben dem starken Wachstum der Einzelanlagen vor allem drei Vorgänge, die das Bild der Pterylose wesentlich verändern:

1. Die starken Unterschiede in der Grössenentwicklung der beiden Sorten der 1. Folge haben sich z. T. etwas ausgeglichen.
2. Es tritt eine 3. Federfolge in ähnlicher Weise wie bei den früheren Formen auf.
3. Im vorderen Scheitelgebiet machen die bis jetzt typischen Anlagen der Seitenabschnitte eine eigentümliche Entwicklung durch, indem sie sich z. T. zu stark aufgeblähten „Kölbchenanlagen" ausgestalten.

Für die Betrachtung der weiteren Ausbreitung der 1. Folge verweisen wir in erster Linie auf die Verteilungsskizze (s. Fig. 18).

Das Rückenzentrum zeigt eine starke Zunahme der Anlagengrösse bis zu langen Fadenstadien, wogegen im „Halsseitenrain" und im mittleren Oberhalsteil ein Zurückbleiben der Anlagen festzustellen ist. Die ursprünglich verschiedenen Sorten von Anlagen der 1. Folge haben ihre Grösse gegenseitig ausgeglichen, sodass der Unterschied trotz des weiteren Wachstums weniger krass zu Tage tritt als auf den letzten Stadien. Die 2. Folge überdeckt das ganze Zentrum bis über die Ohröffnungen hinaus. Die 3. Folge tritt neu hinzu, und zwar innerhalb der mittleren Reihen auf den schwachen Follikelwülsten liegend und gegen die Dorsalmittellinie gewendet. Im Beckenzentrum hat die 1. Folge ebenfalls ausgeglichene Anlagengrössen. Die 2. Folge hat sich wenig geändert, sie ist in ihrer Entwicklung bis zu späten Höckern gelangt. Die 3. Folge findet sich auf den Follikelwülsten der Hauptreihen. Das Schwanzzentrum zeigt noch die gleiche Zahl von Anlagen 1. Folge, die in den Hauptreihen zu auffallend langen, stark pigmentierten Fäden geworden sind. Die 2. Folge besteht aus späten Höckerstadien und die 3. Folge ist in ersten Andeutungen in den Hauptreihen vertreten.

Das Schulterzentrum ist nun vollständig mit Anlagen der 2. Folge besetzt, die sich auf engem Raum dicht zusammendrängen und den ersten Anlagen der 3. Folge auf den Follikelwülsten nur wenig Platz lassen (s. Fig. 22, a).

Im Brustzentrum ist die Anordnung der 2. Folge eine sehr regelmässige (s. Fig. 22, b), das ganze Zentrum ist in entsprechender Weise besetzt. Die 3. Folge fehlt noch.

Dasselbe gilt für das Bauchfeld; nur ist dort die Zahl der Anlagen 2. Folge geringer als im Brustzentrum.

Besonders dicht ist aber die Besetzung im Schenkelzentrum, sowohl für die 2. als auch 3. Folge (s. Fig. 22, e).

Auf dem Flügel fehlt die 2. Folge nur noch an der oberen Unterarmkante, im Daumengebiet und auf der Innenkante des Oberarmes. Die 3. Folge hat sich in die drei basalen Reihen des Unterarmes und bei der untersten Handreihe eingeschoben.

Im Scheitelzentrum ist noch die stärkste Differenzierung innerhalb der 1. Folge zu beobachten (s. Fig. 22, f).

Besonders hervorstechend ist aber die Entwicklung der Scheitelanlagen zu beiden Seiten der Stirnplatte: In einem scharf umschriebenen Bezirk sind die Anlagen der 1. Folge durch eine beträchtliche

Aufblähung der mittleren Partie gekennzeichnet (s. Fig. 22, d und Taf. 2, Fig. 13), während die Basalteile normal entwickelt und die Spitzen etwas in die Länge gezogen erscheinen. Gleichzeitig fällt der Mangel oder zum mindesten die Verringerung des Melaningehaltes

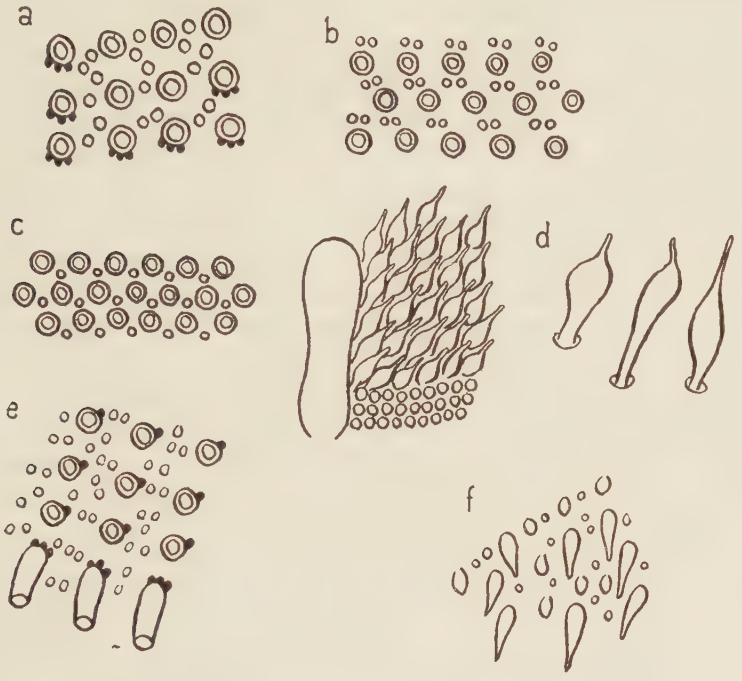


Fig. 22. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 15½. Bruttag.

a) Partie aus dem Schulterzentrum, Verteilung der drei Federfolgen.
b) Partie aus dem Brustzentrum, 1. und 2. Folge.
c) Partie aus dem Bauchfeld, 1. und 2. Folge.
d) Partie aus dem Scheitelzentrum auf der linken Seite der Stirnplatte, Kölbchenanlagen, rechts 3 einzelne Anlagen.
e) Partie aus dem Schenkelzentrum, Verteilung der 3 Federfolgen.
f) Partie aus dem Scheitelzentrum, 1. Folge mit 2 verschiedenen Sorten von Anlagen, dazwischen 2. Folge.

bei einzelnen dieser Anlagen auf. Nach Steinbacher (1930), der den histologischen Bau dieser Dunen eingehender untersucht hat, bildet sich diese Aufblähung durch ein besonders starkes Wachstum der Intermediär- und Cylinderzellen, wodurch der Innenraum der

Papillen stark verkleinert, die Federscheide aber beträchtlich verdickt wird. Diese ganze Umgestaltung soll durch das Auftreten von Lipochrom bei Reduktion des Melanins in den Dunen zu Stande gebracht werden. Das ist zweifellos z. T. die Ursache dieser Umbildungen, aber doch wohl kaum allein schuld daran. Denn bei genauer Nachprüfung zeigt sich, dass solche Aufblähungen schon anzutreffen sind, wenn in den Dunen noch kein Lipochrom zu finden ist. Vielmehr scheint eine verstärkte Lipochromeinlagerung bloss die extremere Ausbildung dieser Kölbchenanlagen zu verursachen. Die Anlagen der 1. Folge werden aber nur in einem beschränkten Raum des Scheitel- und vorderen Rückenzentrums in dieser Weise modifiziert, während sie in den hinteren Rückenpartien trotz Einlagerung gelben Farbstoffes die normale Dunenform aufweisen, ein Zeichen dafür, dass offenbar nur die cephalen Anlagengebiete zum vornherein zu dieser Umbildung befähigt sind. Wir werden auf den folgenden Stadien weiter auf die Entwicklung dieser speziellen Bildungen zu achten haben.

Die 2. Folge fehlt nur noch in der Schnabelwurzelzone und im Schnabelwinkelgebiet. Die 3. Folge tritt im Seitenabschnitt, im Oberaugenstreif und im Unteraugenstreif zum ersten Mal auf.

8. *Embryonen vom 17.-19. Bruttag:* Die Nickhaut ist durch einen starken Wulst von der eigentlichen Augenfläche abgehoben. Unterschenkel und Lauf vollständig mit Schildern und Körnern besetzt. Starke Verbreiterung der seitlichen Zehenschwimmlappen. Erste Anlage des Eizahns auf dem Unterschnabel.

Auf den oben angegebenen Entwicklungsstadien ist vor allem das starke Wachstum der Einzelanlagen der 1. Folge hervorzuheben, das in den meisten Zentren zu einem dichten Anlagengewirr von langgezogenen Fäden führt. Zahlenmässig sind die Anlagen gleich stark vertreten. Die Differenzierung in zwei verschiedene Sorten ist eigentlich nur im Rückenzentrum (Vorderteil) und in geringerem Masse im Beckenzentrum noch deutlicher zu erkennen. Es finden sich dort einerseits lange Fäden und andererseits frühe Fadenstadien, zwischen denen sich die 2. und 3. Folge nachweisen lassen. Die 2. Folge besetzt das ganze Rückenzentrum in dichter Anordnung. Dagegen fehlt bis zum 19. Bruttag die 3. Folge noch im vorderen Teil des Rückenzentrums.

Im Beckenzentrum bezieht sich der Unterschied in der Anlagengrösse der 1. Folge auf Haupt- und Nebenreihen. Die ersten eilen im Wachstum stark voraus (lange Fäden), während die letzteren in lockerer Verteilung z. T. erst frühe Fadenstadien darstellen. Die 2. Folge erreicht ihre dichteste Verteilung und stärkste Grössenentwicklung zwischen den Hauptreihen (Papillenstadien). Die 3. Folge nimmt bis zum 19. Bruttag das ganze Zentrum ein, wobei ihre Anlagen meist in der Einzahl auf dem dorso-caudalen Follikelrand der Anlagen 1. Folge sitzen.

Im Schwanzzentrum, dessen 1. Folge gleiche Zahlenverhältnisse beibehalten hat, erreichen die Anlagen der 2. Folge frühe Papillenstadien, während sich die 3. Folge auf die Hauptreihen und auf die untern Reihen beschränkt.

Das Schulterzentrum fällt durch die kräftige Entwicklung der Follikelwülste der 1. Folge auf, die dementsprechend auch im ganzen Zentrum besonders ausgiebig mit Anlagen der 3. Folge (3-4 Anlagen pro Follikel) versehen sind. Die 2. Folge hat sich wenig verändert, die Anlagen wachsen kaum oder nur langsam weiter.

Das Brustzentrum ist trotz der sehr engen Anordnung der Anlagen 1. Folge, die nur schwache Follikelwülste ausgebildet hat, ausserordentlich zahlreich und auf seiner ganzen Fläche mit Anlagen der 2. Folge ausgestattet, die die schmalen Zwischenräume maximal auszunützen im Stande sind. Die Besetzung ist im Brustgebiet bedeutend dichter als bei allen bis jetzt behandelten Formen, eine Tatsache, die in hohem Masse durch die Anpassung von *Fulica* an das Wasserleben mitbedingt zu sein scheint. Die 3. Folge ist demgegenüber eher schwach vertreten.

Im Bauchfeld, das immer noch durch die sehr regelmässige Anordnung der 1. Folge auffällt, haben sich zu den bereits vorhandenen Anlagen der 2. Folge noch weitere, allerdings kleinere dazugesellt, sodass auch hier die Verteilung eine sehr dichte geworden und derjenigen des Brustzentrums angenähert ist. Die 3. Folge dagegen zeigt nur schwache Entwicklung. Im Schenkelgebiet ist als neue Tatsache bloss die Ausbreitung der 3. Folge über die ganze Fläche anzugeben.

Der Flügel, dessen Anlagenzahl keine weiteren Änderungen mehr erfahren hat, ist, vor allem im Gebiet seiner zukünftigen Schwungfedern, mit langen Fäden ausgestattet. Die 2. Folge fehlt

bis zum 19. Bruttag nur noch in den beiden obersten Marginalreihen. Die Anlagenentwicklung entspricht spätem Höckerstadium. Das gleiche lässt sich bei der 3. Folge feststellen: sie fehlt im obersten Teil des Unterarms; aber auch auf der Hand liegt sie nur innerhalb der beiden untersten Handreihen und auf dem Oberarm ist sie erst an der hintern Kante nachweisbar. Die einzelnen Anlagen sind nur schwach ausgebildet.

Im Scheitelzentrum hat sich die Differenzierung zu Kölbchenanlagen auch in mehr caudal gelegenen Bezirken durchgesetzt, die Aufblähung der einzelnen Anlagen macht im Schnabelwurzelgebiet immer grössere Fortschritte. Auch die Anlagen der Augenlidränder haben diesen Kölbchencharakter angenommen. Man hat den Eindruck, es breite sich, von der Schnabelwurzelzone ausgehend, ein kölbchenbildender Einfluss caudal bis auf die vordere Rückenfläche aus, um an diesen Stellen die genannte Umbildung vorzunehmen.

Die 2. Folge fehlt nur noch in den distalsten Spitzen der Anlagengebiete: in der Schnabelwurzelzone und im Schnabelwurzelgebiet. Auch die Ausbreitung der 3. Folge ist in diesen Spitzengebieten noch nicht zu Stande gekommen, diese fehlt zudem in der Umgebung des Auges.

Die unter diesem Abschnitt beschriebenen Stadien zeigen nur wenige grundsätzlich wichtige Veränderungen der Pterylose. Die Ausbreitung von 2. und 3. Folge schreitet weiter, während die erste Folge durch starkes Wachstum und im Scheitelgebiet durch Kölbchenbildung gekennzeichnet ist. Auffallend ist weiterhin die starke Verdichtung der Anlagenversorgung (vor allem 2. Folge) auf der Ventralfläche.

9. *Embryo kurz vor Schlüpfen.*

Der Embryo zeigt mit 22 Bruttagen eine intensive Pigmentierung, die sich in der Grundfarbe durch ein tiefdunkles Schwarz auszeichnet, während die Spitzen der Rückendunen goldgelb sind und vor allem die Kölbchendunen von gelb nach dunkelorange bis rot variieren. Die Brustdunen sind an der Basis schwarz, an der Spitze dagegen meist farblos durchsichtig oder höchstens hellgelb. Aber nicht nur die Dunen selbst, sondern auf den anlagenfreien Flächen auch die übrigen Integumentgebilde zeigen starke Pigmenteinlagerung, so z. B. die Schnabelfläche (s. Taf. 2, Fig. 14), die Augenlid-

und Nickhautränder, die Fuss-, Lauf- und Unterschenkelschilder. Die Stirnplatte zeigt noch die gleiche Form, wird aber von beiden Seiten von stark ausgewachsenen Kölbchenfedern überdeckt (s. Taf. 2, Fig. 14). Die Nasenöffnung ist durchgebrochen, die Schnabelränder sind scharfkantig geworden, der obere Eizahn hat sich in auffälliger Weise von der übrigen Schnabelfläche abgehoben, während auf dem Unterschnabel nur ein winziger Eizahn sitzt, der als weisse, verhärtete Stelle in Erscheinung tritt.

Aus der Untersuchung der Pterylose gehen auf den Spätstadien als grundsätzlich wichtige Veränderungen die folgenden hervor:

1. Die Kölbchenstruktur hat sich über weitere Hautbezirke des Kopfes und in geringerem Masse auch der Rückenfläche ausgebreitet.
2. Die 2. Federfolge ist an verschiedenen Körperstellen, die im Folgenden noch hervorzuheben sein werden, nicht mehr oder nur noch in sehr reduziertem Zustand zu finden.
3. Die 3. Folge wächst auch bei *Fulica* in den meisten Zentren kurz vor dem Schlüpfen in die Follikel der 1. Folge ein.

Im Rückenzentrum sind die Zahlenverhältnisse der 1. Folge die gleichen geblieben. Im vorderen Abschnitt ist bis zum Schlüpfmoment auch die Differenzierung in zwei Sorten von 1. Folge erhalten: die weiter fortgeschrittenen Anlagen zeigen lange Fadenstadien, wogegen die nachrückenden erst frühe Fadenstadien und sehr viel geringeren Durchmesser aufweisen. Es hat sich also diese auffällige Differenzierung nur im Cephalgebiet erhalten können; in den anderen Zentren, wo sie auf früheren Stadien ebenfalls zu treffen war, hat ein weitgehender Ausgleich stattgefunden. Die 2. Federfolge, die auf den letzten Stadien noch mit der Bezeichnung von späten Höckern angegeben werden konnte, ist im ganzen Rückenzentrum bis auf wenige Reste verschwunden und zwar ist sie, was aus mikroskopischen Präparaten deutlich hervorgeht, in die Haut zurückgeschlüpft; nur an wenigen Stellen treten noch winzige Spitzchen (die ehemaligen Anlagenspitzen) über die Hautoberfläche hervor. Eine normale Weiterentwicklung haben bloss die Mittelrainanlagen erfahren, die z. T. bis zu frühen Fadenstadien fortgewachsen sind. Durch diesen Einwachsprozess wird auch der frühere Halsseitenrain wieder anlagenleer und stellt nur noch eine nackte Hautfläche dar. Dieser Prozess stellt *Fulica* in scharfen

Gegensatz zu *Vanellus*, bei dem wir ein derartiges Einwachsen der 2. Federfolge nicht fanden. Es scheint dies sogar gleichzeitig mit der ausführlich dargestellten Differenzierung der 1. Folge in einem Zusammenhang zu stehen. Wir finden in dieser Pterylose eine Annäherung, wenn auch nur in geringem Masse, an Verhältnisse, wie sie bei extremen Nesthockertypen obligatorisch sind. Die 3. Folge lässt sich im Rückenzentrum noch häufiger nachweisen, als auf diesen späten Embryonalstadien zu erwarten wäre; sie ist aber nach ihrer ganzen Ausgestaltung im Einwachsen begriffen.

Dem Beckenzentrum, das innerhalb seiner 1. Folge die früheren Zahlenverhältnisse beibehält und gleichzeitig den Unterschied zwischen Hauptreihen und Nebenreihen ziemlich ausgeglichen hat, fehlt die 2. Federfolge ebenfalls vollständig. Die 3. Folge allerdings ist noch in der früheren Ausbildung vorhanden.

Im Schwanzzentrum, dessen 1. Folge noch in gleicher Zahl vertreten ist, fehlt die 2. Folge oberflächlich ganz, die 3. Folge ist noch z. T. erhalten.

Die entsprechenden Tatsachen können für das Schulterzentrum festgestellt werden.

Auf der gesamten Ventralfläche, also sowohl im Brustzentrum als auch im Bauchfeld fehlt die 2. Folge ebenfalls, einzig in der nächsten Umgebung der Mittellinie, die ja keine erste Folge besitzt, sind die Anlagen der 2. Folge weiter vorgewachsen. Die 3. Folge zeigt nur noch wenige nicht eingewachsene Vertreter.

Das Schenkelgebiet hingegen besitzt noch alle drei Federfolgen in vollster Ausbildung. Die 1. Folge ist zu langen Fäden ausgewachsen, die 2. ist nicht oder sicher nur z. T. eingewachsen, sie wird durch sehr dünne Fadenstadien repräsentiert. Die 3. Folge ist noch auf den Follikelwülsten der Anlagen 1. Folge zu treffen, sie ist also noch nicht eingewachsen.

Auf dem Flügel haben sich die Anlagen der 1. Folge, vor allem diejenigen der unteren Reihen, tief in die Haut eingesenkt; die Follikelwülste sind stärker entwickelt als in den anderen Hautzonen. Zahlenmässig ist die Besetzung noch dieselbe. Die 2. Folge ist ähnlich wie auf dem Schenkel noch vorhanden; sie ist allerdings bedeutend schwächer entwickelt als dort und teilweise ebenfalls im Einwachsen begriffen. Auch die 3. Folge ist noch sichtbar auf den Follikelwülsten.

Im Scheitelzentrum sind die Kölbchenanlagen noch grösser und

zahlreicher geworden; sie besetzen den grössten Teil der seitlichen und hintern Kopffläche. Die 2. Federfolge ist auch hier wie in den meisten der übrigen Zentren von der Hautoberfläche verschwunden. Auch die 3. Folge ist eingewachsen; es lässt sich daher äusserlich nicht mehr feststellen, ob die Lücke in ihrer Verteilung, die bis zu den letzten Stadien geblieben war, noch ausgefüllt wurde.

E. Vergleich Fulica-Vanellus-Gallus.

Die ausführliche Darstellung der embryonalen Pterylose von *Fulica* zeigte uns, dass verglichen mit *Vanellus* und *Gallus* eine ganze Reihe von Unterschieden beobachtet werden konnte. Diese sollen im Folgenden nochmals zusammenfassend gedeutet werden.

Während wir bei *Vanellus* eine Verkürzung der für den Ablauf der Federbildungs-Vorgänge zur Verfügung stehenden Embryonalzeit feststellen mussten, finden wir bei *Fulica* die ersten Federanlagen schon am Ende des ersten Drittels (7½ Tage) der Brutzeit. Das Blässhuhn schliesst sich also in dieser Beziehung näher an die Galli an. Die Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Zentren ist in groben Zügen dieselbe wie bei *Gallus*. Hingegen ist die Ausgestaltung der Zentren nicht überall mit derjenigen von *Gallus* oder *Vanellus* übereinstimmend. Besonders stark abweichend ist das Verhalten des Rückenzentrums: Wohl ist eine äusserst schwache Anlage eines V.R.Z. anzugeben; es ist aber das Rückenzentrum schon sehr frühzeitig ein einheitlich durchziehendes Anlagengebiet und als solches viel einfacher gestaltet als bei *Vanellus*. Die Ähnlichkeit mit dessen Rückenzentrum ist bloss durch das ebenfalls frühzeitige Auftreten eines „Mittelraines" gegeben. Diese einheitlichere Ausbildung dokumentiert sich auch dadurch, dass der cephale Teil des Rückenzentrums auf die Unterfläche des Halses übertritt und bis an das Ohr ohne Lücke herantritt. Von geringerem Ausmass ist die Abweichung im Verhalten des Beckenzentrums. Dort ist es eine deutliche Differenzierung in Haupt- und Nebenreihen mit verschiedener Ausbildung der Anlagen, die als spezielle Entwicklungsrichtung in Erscheinung tritt. Schwanzzentrum, Schulterzentrum, Flügel (Diastataxie!), Schenkel- und Scheitelzentrum (mit Ausnahme des Auftretens eines getrennten Ohrzentrums, an das sich der Unteraugenstreif anschliesst und des Fehlens von anlagenfreien Flächen in der Ohrumgebung) stimmen

prinzipiell mit den entsprechenden Regionen von *Vanellus* überein. Die Bedeckung der Ventralfläche dagegen ist sowohl für das Brustzentrum als auch für das Bauchfeld als intensivere und dichtere zu bezeichnen, eine Tatsache, die sich nicht nur für die 1. Folge, sondern in ganz besonderem Masse auch für die 2. Folge nachweisen lässt. Diese Erscheinung steht im Zusammenhang mit der sehr weitgehenden Anpassung von *Fulica* an das Wasserleben, die sich auch aus der Pterylose als eine sekundäre erweist, da die Bedeckung der cephalen Unterfläche ganz deutlich Zentrencharakter zeigt und somit an die Verhältnisse von *Gallus* und *Vanellus* erinnert [vergl. dagegen *Podiceps* (A. Portmann und A. Gerber, 1935)].

Die bis jetzt genannten, auf die erste Folge bezüglichen Tatsachen erwiesen sich entweder als ursprünglich oder zum mindesten als stark an *Gallus* oder *Vanellus* erinnernd. Ganz im Gegensatz dazu steht das Verhalten der einzelnen Anlagen innerhalb dieser Zentren auf späteren Stadien, wo sich die 1. Federfolge durch eine Differenzierung in zwei verschiedene Wachstumstypen auszeichnet. Diese auffallende Wachstumssteigerung bei einzelnen Anlagen der 1. Folge, wie sie vor allem im Rückenzentrum, im Beckenzentrum und im Scheitelzentrum auftritt, scheint wohl am ehesten als eine Spezialisierung der Pterylose aufgefasst werden zu können. Auch wenn sich diese Unterschiede auf noch späteren Stadien wieder weitgehend ausgleichen, so sind sie dennoch stark genug, um sich als „Hinweise" auf spezialisiertere Pterylosen von ausgesprochenen Nesthockern deuten zu lassen. Die Umgestaltung der Anlagen 1. Folge zu Kölbchenfedern im Scheitel- und vorderen Rückengebiet ist demgegenüber wohl eher als ganz spezielles Merkmal von *Fulica* allein im Zusammenhang mit der Ausbildung einer ebenso speziellen Kopfzeichnung zu werten.

Die 2. Folge verhält sich in den Grundzügen ähnlich wie die 1.. Sie tritt etwa in der Mitte der Embryonalzeit auf und zeigt einen ähnlichen Verteilungsplan wie bei *Vanellus*, d. h. sie breitet sich über den ganzen Körper aus, wobei als Abweichung vom *Vanellus*-typus bloss die verhältnismässig dichtere Besetzung der Schenkel- und vor allem der Ventralfläche in Betracht fällt. Aber auch bei der 2. Folge tritt wie bei der 1. in den späteren Embryonalstadien verglichen mit *Vanellus* eine Spezialisierung ein durch die Reduktion der einzelnen Anlagen und durch deren Rückzug von der Haut-

oberfläche. Dieses Verhalten ist mit Ausnahme der Schenkel- und Flügelflächen für alle Zentren in mehr oder weniger grossem Ausmass obligatorisch. Man kann also auch aus der Umgestaltung der 2. Folge schliessen, dass *Fulica* in der primären Anlage seiner Pterylose wohl weitgehende Ähnlichkeit mit *Gallus* und *Vanellus* zeigt, in der späteren Umbildung dagegen eine spezielle Entwicklung durchmacht.

Die 3. Federfolge schliesslich zeigt uns keine Besonderheiten, ihre Entwicklung läuft in groben Zügen ähnlich ab wie bei *Vanellus*.

Zusammenfassend lässt sich wohl aus der Pterylose von *Fulica* der Schluss ziehen, dass wir es hier mit einer Gruppe zu tun haben, die sich in mancher Hinsicht mit den Charadriiformes zusammen an die Galli anreihen lässt, sich aber z. T. durch Spezialentwicklungen von den ersteren absondert und eigene Wege der Feder-Entwicklung einschlägt.

F. Die Embryonalpterylose der Laridae.

Zum Abschluss des Kapitels über die einzelnen Embryonalpterylosen der Alectoromorphen möchten wir einen Vergleich der Pterylosen von *Larus ridibundus* L. und von *Sterna hirundo* L. verwenden.

Diese beiden Formen gehören zur Untergruppe der Laridae und erweisen sich nach Gadow „als nahe Verwandte der Charadriidae oder vorsichtiger ausgedrückt der Limicolae. Die Laridae sind dem Wasserleben angepasste Strandvögel", die sich von den Limicolae als fischende Schwimmer (nach Gadow) entwickelt haben. Als solche „haben sie aber mit den oft als „Natatores" zusammengefassten Wasservögeln keine näheren Beziehungen" (Gadow: „Wenn aber eins feststeht, so ist es die Erkenntnis, dass die Möven mit keiner der übrigen Gruppen der „Natatores" irgendwelche nähere Verwandtschaft besitzen"). Die Laridae stellen eine abgeschlossene Gruppe dar, die sich zwanglos in die beiden Untergruppen der Larinae (Möven s. str.) und der Sterninae (Seeschwalben) einteilen lässt. Diese beiden Gruppen unterscheiden sich durch zahlreiche Merkmale sowohl morphologischer als auch biologischer Art. Es wird die Aufgabe unseres Vergleiches sein, diese Unterscheidungsmerkmale durch andere aus der Entwicklung der Pterylose zu ergänzen. Wenn auch die Lachmöve von zahlreichen Autoren (s. Heinroth) in ihrer Stellung von den übrigen

Möven abgesondert wird, sodass „sie und ihre nächsten Verwandten eine Gruppe für sich darstellen" (HARTERT), so kann sie, was die Pterylose anbetrifft, doch als Vertreter der Larinae verwendet und der Flusseeschwalbe aus der Gruppe der Sterninae gegenübergestellt werden.

Beide Formen sind in die 3. Stufe der früher schon erwähnten Ontogenesenübersicht nach PORTMANN einzureihen. „Das Dunenkleid ist im allgemeinen wie auf der 2. Stufe entwickelt; ebenso ist die Entstehung des Fluggefieders verzögert" (p. 77). Diese Gleichartigkeit bezieht sich vorwiegend auf die Dunenverhältnisse der 1. Federfolge, soweit sie beim geschlüpften Jungvogel festgestellt werden, deren Entwicklung ähnlich abläuft wie bei der 2. Ontogenesenstufe. Innerhalb der 2. Federfolge dagegen lassen sich beträchtliche Unterschiede nachweisen zwischen *Vanellus* als Vertreter der 2. Stufe und den Lari als solche der 3., wobei innerhalb der Untergruppen bei den Larinae und Sterninae vor allem im Hinblick auf die Reduktion der 2. Federfolge zwei verschiedene Entwicklungsstufen vorliegen. Die Frühentwicklung der 2. Folge läuft aber bei den gewählten Vertretern fast parallel, sodass die Angaben für beide Formen gemeinsam zusammengestellt werden sollen. Gleichzeitig soll an den Beispielen von *Larus* und *Sterna* versucht werden, einen Einblick in die Wachstums- und Einlagerungsgesetze der 2. Folge innerhalb der Praepennae zu erhalten. Diesem Zwecke dienen die beigegebenen Zahlentabellen (s. Tabellen), die die Zentrenlängen und Anlagenzahlen der 1. Folge während der Embryonalzeit angeben, und aus denen beim Vergleich mit den Daten des ersten Auftretens der 2. Folge gewisse Gesetzmässigkeiten hervorgehen, die später noch zusammenfassend dargestellt werden sollen. Im übrigen sind in der folgenden vergleichenden Darstellung die gleichen Gesichtspunkte berücksichtigt worden wie bei den früheren Embryonalpterylosen, sodass wir uns auf die letzteren vielfach beziehen und die ganze Darstellung gekürzt vorbringen können.

1. *Die embryonalen Frühstadien der Pterylose (8.-9. Bruttag):*
Länge der Embryonen: 15-20 mm.

Die äussere Körperform der Embryonen ist am 8.-9. Bruttag bei *Larus* und *Sterna* derart ähnlich, dass die beiden Formen auf dieser frühen Entwicklungsstufe gestaltlich nur schwer zu unterscheiden sind.

In diese Embryonalzeit fällt hauptsächlich die Gliederung der Extremitäten, das Auftreten der Lid- und Nickhautanlagen im vorderen Augenwinkel und deren Ausbreitung bis zum hintern Augenrand. Auf der Augenfläche selbst bilden sich die Skleralpapillen aus bis zu einer Maximalzahl von 15 *(Larus* und *Sterna)* pro Auge, die sich zu einem geschlossenen Skleralring zusammenschliessen. Zur gleichen Zeit tritt bei den beiden Vertretern ein deutlicher Scheitelfleck (s. KLINKOWSTRÖM, 1892) auf, der vorerst Streifenform (Längsrichtung) und vom 9. Tag an breite Fleckenform annimmt. Bei einzelnen Embryonen lässt sich sogar ein doppelter Scheitelfleck feststellen; der eine Teil liegt im Gebiet der Rautengrube, der andere, grössere in der Mittelhirnzone.

Die ersten individualisierten Federanlagen treten am 8½. Bruttag auf und zwar bei beiden Formen auf genau denselben Hautflächen und in der gleichen Reihenfolge: Zuerst in der Schwanzregion (eine Hauptreihe zu 6 Anlagen mit einer Länge von 2 mm) und bald darauf folgend in der Beckenregion (eine Reihe von 6-7 Anlagen mit einer Länge von 2 mm).

Am 9. Bruttag hat sich das Beckenzentrum auf 4 Längsreihen zu 9 Anlagen (Gesamtlänge 4 mm) ausgedehnt, und das Schwanzzentrum ist mit einer 2. Reihe von 6 Anlagen ausgestattet. Gleichzeitig haben die am 8. Bruttag erst mit Anlagenleisten besetzten Hautbezirke des H.R.Z. und V.R.Z. mehrere Reihen (3-4) individualisierter Federanlagen aufzuweisen. Die Anlage des H.R.Z. ist wie bei *Vanellus* von Anfang an im cephalen Teil gespalten, sodass ein „Mittelrain" von der ersten Anlage weg besteht. Der caudale Teil des H.R.Z. dagegen ist unpaarig. Der „Mittelrain" ist durchgehend bis ins V.R.Z. (Mitte Oberhals), das seine vordere Grenze am caudalen Rand des Scheitelflecks erreicht.

Im Scheitelgebiet sind 2 Seitenabschnitte mit deutlichen Anlagen ausgestattet, während der Unteraugenstreif daran anschliessend erst eine Anlagenleiste ohne gesonderte Federanlagen darstellt. Auch die übrigen Hautbezirke des Körpers weisen noch keine gesonderten Anlagen, sondern höchstens Anlagenleisten auf.

Die Verhältnisse, die wir hier geschildert haben, gelten sowohl für *Larus*, als auch für *Sterna*. Unterschiede in der Verteilung der Anlagen konnten auf diesen Frühstadien keine gefunden werden. Selbst in den Anlagenzahlen herrscht bei Stadien vom gleichen Alter eine auffallende Übereinstimmung.

Die Verteilung der Anlagen erinnert in den Hauptzügen an die Frühpterylose von *Vanellus*.

2. *Embryonen vom 10. Bruttag:* Länge = 20-25 mm.

Nach der Körperform gleichen sich die Embryonen von *Larus* und *Sterna* immer noch sehr weitgehend, mit dem kleinen Unterschied, dass die *Sterna*-Embryonen durchschnittlich um 2-3 mm kürzer sind. Die Zehen zeigen die erste Ausbildung von Schwimmhäuten. Die Nickhaut des Auges überdeckt im Maximum einen Viertel der Augenoberfläche. Der geschlossene Skleralring von 15 Papillen wird an einzelnen Stellen vom Augenlid und von der Nickhaut überwachsen. Der breite Scheitelfleck zeigt eine dichte Häufung des Pigmentes in einzelnen Teilflecken, zwischen denen bloss diffuses Pigment eingelagert ist. Für das ganze Scheitelfleckgebiet ist innerhalb der Federanlagenverteilung eine Lücke ausgespart. Im allgemeinen ist der Scheitelfleck bei *Sterna* eher schwächer ausgebildet als bei *Larus*.

Am 10. Bruttag sind alle Zentren und auch ein Anlagenfeld (Bauchfeld) der späteren Federverteilung vertreten, wenn auch z. T. erst mit sehr wenigen Federanlagen. Diese Angabe gilt für *Larus* und *Sterna*. Die Ausbreitung und Form der meisten Zentren schliesst sich nahe an diejenige der Zentren von *Vanellus* an:

Das Beckenzentrum besitzt 11 Längsreihen, unter denen sich 4 als stärker wachsende und dichter mit Anlagen besetzte Hauptreihen erweisen; es steht mit dem H.R.Z., dem Schwanzzentrum und dem neu auftretenden 1. Schenkelzentrum in Verbindung, während es vom Bauchseitenfeld noch getrennt ist.

Im Schwanzzentrum hat sich an die obere Hauptreihe von 6 Anlagen eine Reihe von 4 schwachen Anlagen cephalwärts angeschlossen; die untere Hauptreihe ist gleich geblieben, und auf der Unterseite des Schwanzes finden sich 4-5 untere Reihen. Im Schwanzzentrum zeigt sich also bei *Sterna* und *Larus* dieselbe Anordnung wie bei *Vanellus*.

Das H.R.Z. zeigt in seinem paarigen Teil pro Hälfte 6-7 Längsreihen, der unpaare Teil erstreckt sich bis zu den Bürzelöffnungen. Im „Mittelrain", der im paarigen cephalen Teil liegt, treten wie bei *Vanellus* 2-3 neue Längsreihen auf, die sich an die zuerst vorhandenen Längsreihen angliedern (s. unter 2. Folge).

Dieser „Mittelrain" zieht sich auch ins V.R.Z. hinein, das vom

H.R.Z. nur durch eine ganz geringfügige, kleine Lücke getrennt ist. Auch in diesem Teil des „Raines" treten neue Anlagen hervor, die sich neben und zwischen die bestehenden Reihen setzen. Das Zentrum erreicht seine cephale Grenze etwas oberhalb der Ohröffnungen; seitlich ist die Verbindung mit dem Scheitelzentrum vorhanden. Alle Angaben gelten für *Sterna* und *Larus* gemeinsam, sie stimmen mit denjenigen für *Vanellus* weitgehend überein.

Anders liegen die Verhältnisse beim Scheitelzentrum, die wieder für *Sterna* und *Larus* gemeinsam erläutert werden, aber von der Anlagenverteilung von *Vanellus* abweichen im Sinne einer weiteren

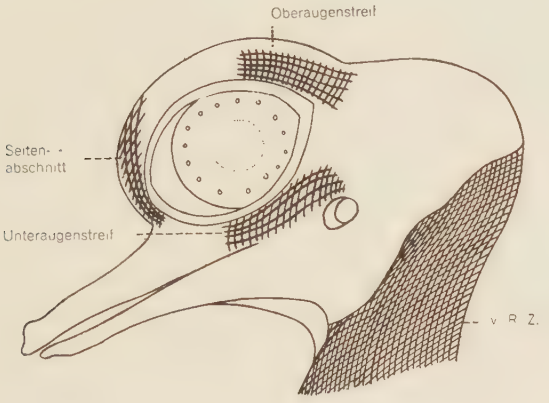


Fig. 23. — *Larus ridibundus* L.
10. Bruttag; Scheitelzentrum, getrennte Anlage der 3 Teilzentren.

Aufspaltung in Teilzentren. Neben den schon beschriebenen Seitenabschnitten des letzten Stadiums, die sich beträchtlich verbreitert (6-8 Reihen) und auf der Sagittallinie zusammengeschlossen haben, hat sich ein Oberaugenstreif getrennt und ein Unteraugenstreif nur durch eine Hautleiste mit dem Seitenabschnitt verbunden angelegt (s. Fig. 23). Erst mit 10½ Tagen treten alle diese Anlagenpartien untereinander und mit dem V.R.Z. in Verbindung und breiten sich auch über die noch nicht besetzten Gebiete des Kopfes aus (Ohrumgebung, Schnabelwinkel, untere Schnabelfläche und Augenlid).

Auf der Ventralfläche finden sich bei *Larus* und *Sterna* zwei scharf abgegrenzte Brustzentren, die durch einen Ventralmittelrain von-

einander getrennt sind und ihre cephale Grenze auf diesem Stadium noch an der Ansatzstelle des Kopfes erreichen. Die Ausbreitung ist vor allem auch gegen die Achselhöhle gerichtet. Die Verbindung mit dem entsprechenden Bauchseitenfeld ist auf jeder Körperhälfte schon vorhanden.

Die Bauchfläche ist mit zwei zur Mittellinie symmetrischen Bauchseitenfeldern bedeckt, die in ihrer Anlagenverteilung denjenigen von *Vanellus* genau entsprechen (Breite zu beiden Seiten des Nabels: 9 Anlagen). Die beiden Felder werden durch den Ventralmittelrain voneinander getrennt.

Im Schenkelgebiet treffen wir wie bei *Vanellus* zwei Teilzentren, die bald nach ihrem getrennten Erscheinen auch schon miteinander verschmelzen.

Das Schulterzentrum verhält sich sowohl bei *Sterna* als auch bei *Larus* gleich und entspricht genau demjenigen von *Vanellus*.

Auf dem Flügel ist der Oberarm mit 2 Reihen schwacher Anlagen besetzt; der Unterarm zeigt am 10. Bruttag 4 deutliche Reihen, in deren Verlauf die diastataxische Verschiebung von Anfang erkennbar ist; die Handfläche wird vom Unterarmgebiet aus mit Anlagen versorgt (2 Reihen an der Unterkante). Die bisher gemachten Angaben beziehen sich ausschliesslich auf die erste Federfolge, deren Ausbildung für *Sterna* und *Larus* im Grossen und Ganzen als gleich bezeichnet werden kann. Daneben tritt aber bei den beiden Lariden am $10\frac{1}{2}$. Bruttag auch bereits die 2. Federfolge auf. Zuerst lässt sich diese im B.Z. feststellen und zwar vor allem innerhalb der dorsalwärts gerichteten, lockeren Reihen, während sie in den Hauptreihen noch fehlt. Fast gleichzeitig finden wir sie auch in den mittleren Regionen des H.R.Z., wo sie sich auf die ganze Breite des Zentrums verteilt, ganz cephal und ganz caudal dagegen noch fehlt.

Im V.R.Z. findet sie sich bloss in der nächsten Umgebung des „Mittelrains".

Aber auch die schwachen Anlagenreihen innerhalb des dorsalen „Mittelrains" sind zur 2. Folge zu rechnen.

Im Schwanzzentrum sind erst wenige, äusserst schwache Anlagen zwischen den Hauptreihen als solche der 2. Folge zu erkennen.

Die sehr regelmässige Anordnung der Einzelanlagen der 2. Folge st meist dadurch gekennzeichnet, dass die Lücken zwischen den Reihen der 1. Folge ausgefüllt werden (vergl. *Vanellus*). Es drängt

sich dabei die Frage auf, nach welchen Gesetzmässigkeiten sich die Verteilung dieser 2. Folge richtet. Schon bei oberflächlicher Untersuchung fällt auf, dass die Anlagen der 2. Folge nur dort auftreten, wo die Anlagen der 1. Folge durch Flächenwachstum der Haut auseinandergewichen sind und eine Lücke zwischen sich auftreten liessen. Um den Nachweis für diesen Zusammenhang zwischen verstärktem Flächenwachstum und Auftreten der 2. Folge in den einzelnen Zentren erbringen zu können, stellen wir auf den beigefügten Zahlentabellen für *Larus* und *Sterna* einige Zahlenwerte zusammen, die für die Darstellung der Zentrenvergrösserung verwendet werden können. Da die Bestimmung des Flächeninhaltes der Zentren auf den einzelnen Stadien praktisch schwer durchzuführen ist, beschränken wir uns auf die Bestimmung der Zentrenlängen; zudem fügen wir die Anlagenzahlen zum Vergleich bei. Stellt man diese Werte in geeigneten Kurven zusammen (s. Wachstumskurven), so ergibt sich der Zusammenhang mit Leichtigkeit. Es soll dies in den folgenden Kapiteln für die wichtigsten Zentren des Körpers durchgeführt werden. Ist dieses Flächenwachstum der Haut zwar eine erste Bedingung für das Auftreten der 2. Folge, so genügt ihre Erfüllung allein doch noch nicht für deren tatsächliches Erscheinen. Man trifft oft Hautstellen, bei denen die Auflockerung der Anlagen 1. Folge bei weitem genügen würde, um einer 2. Folge Platz geben zu können, und doch ist noch keine 2. Folge vorhanden. Immer aber macht man bei dieser Gelegenheit die Feststellung, dass es sich um Hautpartien handelt, die von den mit 2. Folge besetzten Stellen weit abliegen. Mit andern Worten: Die Ausbreitung der 2. Folge geht ebenfalls, wenn auch in rascherer Weise, zentrenmässig vor sich, und in den genannten Fällen hat sich das entsprechende Zentrum der 2. Folge noch nicht bis zur entsprechenden Hautstelle ausgedehnt. Als 3. eigentlich selbstverständliche Bedingung muss schliesslich ein genügend fortgeschrittener Entwicklungszustand der Anlagen 1. Folge erreicht sein, damit 2. Folge überhaupt auftreten kann. Bevor die 1. Folge nicht mindestens spätes Höckerstadium erreicht hat, tritt keine 2. Folge auf.

3. *Embryonen vom 11. und 12. Bruttag:* Länge = 25-29 mm.

Die äussere Körperform der Embryonen ist bei *Sterna* und *Larus* immer noch sehr ähnlich, doch lässt sich langsam ein zwar

noch geringfügiger Unterschied in den Ausmassen feststellen. Die *Sterna*-Embryonen sind schmäler und feingliedriger als diejenigen von *Larus*. Bei beiden haben sich die Schwimmhäute stark vergrössert und füllen die Zehenzwischenräume ganz aus. Auf dem Auge überdeckt die Nickhaut mindestens einen Drittel der Augenfläche, die Skleralpapillen sind überwachsen worden, am 11. Bruttag sind daher nur noch maximal 2-5 sichtbar und am 12. Bruttag sind sie ganz verschwunden. Der Oberschnabel zeigt einen deutlichen Eizahn. Der Scheitelfleck besteht am 11. Tag noch aus zwei Teilen, von denen bis zum 12. Tag der hintere zurückgebildet wird (s. Taf. 2, Fig. 15). Bis zu diesem Zeitpunkt hat auch die Besetzung der früheren Scheitelflecklücke mit Federanlagen Fortschritte gemacht.

Das B.Z. hat sich bis zum 12. Bruttag nach allen Richtungen ausgedehnt und mit den Nachbarzentren verbunden. Die 3-4 Hauptreihen weichen stark auseinander, wodurch der nötige Raum für die Einschiebung der 2. Folge frei wird. Die Anordnung ihrer Einzelanlagen entspricht derjenigen von *Vanellus*. Am 12. Bruttag ist mit Ausnahme der cephalen Zone überall 2. Folge vorhanden.

Im Schwanzzentrum ist eine starke Vermehrung der Anlagen in dorsaler Richtung aufgetreten: 1-2 obere Reihen zu 6-7 Anlagen begleiten die obere Hauptreihe, deren cephaler Ausläufer ausserdem dorsal und ventral von zahlreichen kleinen Anlagen besetzt ist. Die 2. Folge liegt vor allem zwischen den beiden Hauptreihen (Abstände der Anlagen = 1-2 Federanlagen Breite). Sie ist aber entsprechend dem geringen Wachstum des Zentrums (s. Tabelle) erst spärlich vertreten.

Das H.R.Z. hat sich nur wenig vergrössert, hingegen sind die einzelnen Anlagen stark gewachsen (frühe Fadenstadien). Die 2. Folge, die auf den letzten Stadien schon den grösseren Teil des Zentrums besetzt hat, finden wir am 12. Bruttag im ganzen Zentrum vertreten. Ihre Anlagen fügen sich ausnahmslos zwischen die Schrägreihen der 1. Folge ein, wobei ihre Anlagenzahl durchwegs grösser ist als diejenige der 1. Folge. Auch der „Mittelrain" ist vollständig mit 2. Folge erfüllt, in deren Anordnung sich das gleiche Prinzip wiederholt, das wir beim ersten Auftreten der 1. Folge getroffen haben (vergl. *Vanellus*). Dies gilt für die beiden Lariden.

Im V.R.Z. erfolgt die hauptsächlichste Ausbreitung der Anlagen im Gebiet des Scheitelflecks, der mehr und mehr mit Anlagen

besetzt wird, und in lateraler Richtung auf die cephale Oberhalsfläche, sodass dort bis zu 20 Reihen pro Körperhälfte nebeneinander liegen. Die 2. Folge hat sich nur im „Mittelrain" zahlenmässig verstärkt, während sie im Zentrum selbst auf die unmittelbare Umgebung des „Mittelrains" beschränkt bleibt. Das hängt offensichtlich zusammen mit dem schwachen Flächenwachstum der Haut in der Oberhalsregion; die Abstände der Anlagen der 1. Folge sind noch zu gering entwickelt.

Im Scheitelzentrum sind alle Teilzentren untereinander in Verbindung getreten, die beiden Seitenabschnitte, deren Längsreihen einen sehr regelmässigen Verlauf zeigen (s. Taf. 2, Fig. 16) sind auf der Sagittallinie vollkommen miteinander verschmolzen; eine kleine dreieckförmige Lücke bleibt einzig zwischen Seitenabschnitt und Oberaugenstreif bestehen. Diese Lücke hat bei *Larus* und *Sterna* genau die gleiche Ausbildung. Im übrigen überdeckt der Oberaugenstreif die ganze Augenbulbusfläche (im Gegensatz zu *Vanellus*). Die 2. Folge fehlt noch im ganzen Zentrum, obwohl an zahlreichen Stellen der Raum zur Verfügung stände. Die Anlagen der 1. Folge zeigen aber erst frühes Höckerstadium; ihre Entwicklung ist zu wenig weit fortgeschritten und ausserdem hat sich die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her noch nicht bis zum Scheitelzentrum vorgeschoben.

Die beiden voneinander getrennten Brustzentren haben sich bis auf die Schnabelunterseite ausgedehnt. Die Gesamtbreite beträgt 13-14 Längsreihen, die Anordnung der Anlagen ist eine sehr regelmässige. Genau wie bei *Vanellus* findet sich auch bei *Larus* und *Sterna* am Rande jedes Brustzentrums beim Übergang zum Halsseitenrain eine quadratische anlagenfreie Fläche (Taf. 2, Fig. 16); es ist dies eine sehr auffällige Übereinstimmung. 2. Folge finden wir noch keine.

Die Bauchseitenfelder haben sich bis auf 12-13 Reihen (zu beiden Seiten des Nabels) verbreitert und vor dem Kloakenhügel auf der Mittellinie zusammengeschlossen. Gleichzeitig verbinden sie sich mit allen benachbarten Zentren. Die Anlagen erreichen alle spätes Höckerstadium. Eine erste schwache Andeutung von 2. Folge findet sich am 12. Bruttag nur bei den *Sterna*-Embryonen.

Auf der Schenkelfläche finden wir Anlagen auf spätem Höckerstadium, zwischen denen sich sehr schwache Höcker der 2. Folge fast im ganzen Schenkelzentrum (distal noch fehlend) feststellen lassen.

Das Schulterzentrum zeigt die gleichen Veränderungen wie bei *Vanellus*.

Auf dem diastataxischen Flügel hat bis zum 12. Bruttag eine starke Vermehrung der Anlagen stattgefunden (Oberarm: 6 Reihen, Unterarm: 6-7 Reihen, Hand: 2-3 Reihen, Daumen: 2 Reihen). Bei *Larus* finden wir noch keine 2. Folge, bei *Sterna* degegen erscheint sie am 12. Bruttag im proximalen Unterarmabschnitt innerhalb der 3 untersten Reihen der 1. Folge.

Die Verteilung der Anlagen hat nach unseren Angaben also auch am 11. und 12. Bruttag für *Larus* und *Sterna* einen gleichen Verlauf genommen. Einzig das erste Auftreten der 2. Folge musste an zwei Stellen für *Sterna* etwas früher angesetzt werden als für *Larus* (Flügel und Bauchfeld).

4. *Embryonen vom 13. und 14. Bruttag:* Länge = 29-32 mm.

Die Skleralpapillen der Augenfläche sind bei allen untersuchten Embryonen vollkommen überwachsen von der Nickhaut und von den Augenlidern. Die Scheitelflecklücke ist mit Federanlagen ausgestattet, der Scheitelfleck selbst bei allen Embryonen sehr stark ausgebildet. Auf dem Oberschnabel finden wir eine gut entwickelte Eizahnanlage. Die Augenlider sind am 14. Bruttag mit 2-3 schwachen Anlagenreihen besetzt.

Bei der Betrachtung der Federanlagenverteilung beschränken wir uns im folgenden auf die Darstellung der 2. und 3. Federfolge und geben die Veränderungen der 1. Folge nur soweit an, als sie von den Bildungen bei *Vanellus* abweichen. Wir können dies umso eher tun, als wir schon aus den bisherigen Stadien ersehen konnten, dass die Verhältnisse von *Sterna* und *Larus* in Bezug auf die 1. Folge stark mit denjenigen von *Vanellus* übereinstimmen.

Im B.Z. finden wir 2. Folge mit mittleren Höckerstadien, die bei maximaler Besetzung (s. Fig. 24, a) im ganzen Zentrum alle Zwischenräume der 1. Folge erfüllt. Bei *Sterna* tritt daneben schon am 13. Bruttag auch die 3. Folge bei einzelnen Anlagen der 1. Folge auf; dies gilt vor allem für die inneren Zonen des Beckenzentrums. Bei *Larus* dagegen fehlt die 3. Folge auch am 14. Bruttag noch immer.

Die Schwanzfläche ist bis auf eine kleine ringförmige Lücke um die Bürzelöffnungen mit Anlagen der 1. Folge bedeckt. Die 2. Folge zeigt sich zwischen den beiden Hauptreihen, auch dorsal und

ventral davon mit zahlreichen Anlagen auf mittlerem Höckerstadium. Bei gleichem Alter sind die *Sterna*-Embryonen in Bezug auf die 2. Folge eher weiter fortgeschritten. Das gleiche zeigt sich bei der 3. Folge, die im Schwanzzentrum der *Larus*-Embryonen noch vollkommen fehlt, während wir sie bei *Sterna* schon am 13. Bruttag auf den Follikelwülsten der 1. Folge innerhalb der unteren Reihen vorfinden.

Im H.R.Z. nimmt die Zahl der Anlagen 1. Folge nicht mehr weiter zu (s. Tabelle). Die 2. Folge zeigt späte Höcker, die Anord-

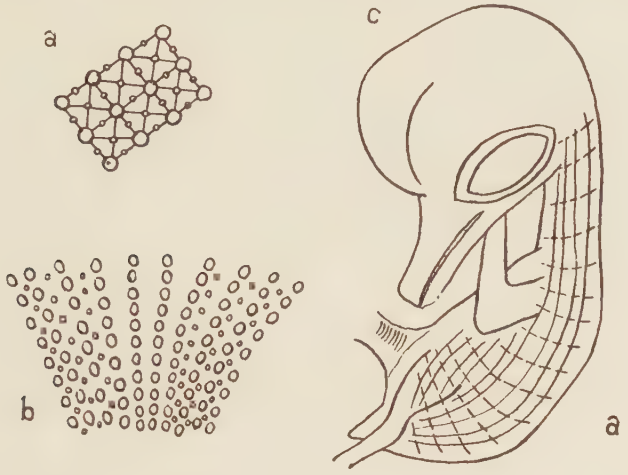


Fig. 24. — *Larus ridibundus* L.
Embryo vo m 13. Bruttag.

a) Beckenzentrum, Schema der maximalen Besetzung mit Anlagen der 2. Folge.
b) Scheitelzentrum, die zusammengewachsenen Seitenabschnitte; erstes Auftreten der 2. Folge in den lateralen Partien.
c) Schema des allgemeinen Kurvenverlaufs der Ausbreitungslinien der 1. u. 2. Folge.
——— 1. Folge.
– – – – 2. »

nung ist die gleiche geblieben (zwischen den Schrägreihen der 1. Folge). Die 3. Folge fehlt bei *Larus* noch; bei *Sterna* trifft man sie mit wenigen Anlagen auf den Follikelwülsten des caudalen Teils.

Das V.R.Z. hat die Scheitelflecklücke vollständig mit sehr flachen Federanlagen besetzt, trotzdem bleibt der Scheitelfleck bestehen. Die 2. Folge ist im Dorsal-„Mittelrain" durch 9 Längs-

reihen vertreten (Höckerstadium). Im Zentrum selbst hat sie sich am 14. Bruttag bis an die Scheitelflecklücke heran ausgebreitet und ist im Hauptteil des Zentrums zahlenmässig sehr stark ausgeprägt (5-6 Anlagen pro 1 Anlage der 1. Folge). Auch der ganze Halsseitenrain und die früher anlagenlose Quadratfläche sind damit ausgestattet. Die 3. Folge ist bei den *Sterna*-Embryonen des 14. Tages im cephalen V.R.Z. durch wenige schwache Anlagen vertreten.

Das auffallendste Merkmal in der Anlagenverteilung des Scheitelzentrums vom 13. und 14. Bruttag ist das starke Auseinanderweichen der Anlagenreihen der 1. Folge, das soweit geht, dass die alten Anlagenlücken (z. B. Dreieckslücke) sich beträchtlich vergrössern und neue Lücken sich öffnen (z. B. Verbindung Halsseitenrain-Ohrumgebung-Augenringlücke), die vorher nicht vorhanden waren. Das Zentrum hat sich auch stark ausgedehnt bis auf die Mitte des Oberschnabels. Die Abstände der Einzelanlagen erreichen dadurch bis zu 4 Anlagen Breite, sodass die Einlagerung von 2. Folge ohne weiteres möglich ist. Das drückt sich auch in der Längenwachstumskurve des Scheitelzentrums sehr deutlich aus. Zugleich ist die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her bis zum Scheitelzentrum vorgedrungen und besetzt die meisten Zonen des letzteren: Seitenabschnitte (mit Ausnahme der medianen Region, s. Fig. 24, b), Ober- und Unteraugenstreif, Schnabelwinkel. In der Schnabelwurzelzone und auf der Unterfläche des Schnabels fehlt sie noch. Die 3. Folge lässt sich bei den *Sterna*-Embryonen am 14. Bruttag in den medianen Gebieten der Seitenabschnitte und im Oberaugenstreif nachweisen.

Das Brustzentrum zeigt bei *Larus* noch keine deutlich erkennbare 2. Folge; nur einige schwache Vorwölbungen am lateralen Rand des Zentrums lassen eine solche vermuten. Bei den *Sterna*-Embryonen dagegen finden wir deren Anlagen im ganzen Brustzentrum; auch der cephale Teil des Ventralmittelrains ist damit ausgestattet. Dazu kommen bei *Sterna* schon vom 14. Tag weg an einigen wenigen Stellen des Unterhalses schwach entwickelte Anlagen der 3. Folge.

Im Bauchfeld finden wir die 2. Folge bei *Larus* nur im caudalen Teil, wo die Anlagen der 1. Folge maximal auseinandergewichen sind. *Sterna* zeigt 2. Folge im ganzen Feld. 3. Folge fehlt noch bei beiden.

Im Schulterzentrum zeigen die *Larus*-Embryonen nur im caudalen Teil einige wenige, schwache Anlagen der 2. Folge. Bei

Sterna hingegen ist das ganze Zentrum mit 2. Folge und die caudale Hälfte sogar schon mit 3. Folge ausgestattet.

Bei beiden Lariden ist die ganze Schenkelfläche mit 2. Folge besetzt. Bei *Sterna* finden wir am 14. Bruttag auch 3. Folge. Auf dem diastataxischen Flügel bleiben nur noch geringe Lücken anlagenfrei. Die Anlagenverteilung der 1. Folge entspricht derjenigen von *Vanellus*. Die 2. Folge tritt nun auch bei *Larus* auf und zwar auf der Unterarmfläche innerhalb der drei basalen Unterarmreihen auf eine Strecke von 6 Anlagen Länge. Bei *Sterna* liegt sie ausserdem auch zwischen den beiden basalen Handreihen. 3. Folge findet sich nur an wenigen Stellen des Unterarmes vor.

Fassen wir die wichtigsten Tatsachen der Anlagenverteilung auf den Stadien von 13 und 14 Bruttagen zusammen, so können wir zum ersten Mal eine stärkere Verschiedenheit zwischen *Larus* und *Sterna* feststellen, insofern als die Embryonen von *Sterna* in der Entwicklung der 2. und 3. Folge vorauseilen, wobei der zeitliche Unterschied des Auftretens dieser Folgen bis zu 2 Tagen ausmachen kann.

In der Ausbreitung der 2. Folge finden wir die dorsoventrale Richtung der Ausbreitungskurven (s. Fig. 24, c) vorherrschend gegenüber einer cephalo-caudalen Richtung der entsprechenden Kurven der 1. Folge, sodass sich die beiden Kurvenrichtungen rechtwinklig schneiden (s. Fig. 24, c).

Wenn wir die wichtigsten Erfordernisse für das Auftreten der 2. Folge, wie sie sich aus den bisher gemachten Angaben ergeben, zusammenstellen, so lassen sich vier Bedingungen aufstellen:

1. Entwicklungsstadien der 1. Folge mindestens = spätes Hökkerstadium;
2. Abstände der Anlagen 1. Folge mindestens einer ganzen Anlagenbreite entsprechend;
3. Lage innerhalb eines Zentrums für die Ausbreitung der 2. Folge;
4. Lage innerhalb einer Wachstumszone der Haut (s. Kurven des Zentrenwachstums).

5. *Embryonen vom 15.-17. Bruttag:* Länge = 32-43 mm.

Obwohl die äussere Körperform von *Larus* und *Sterna* noch grosse Ähnlichkeit zeigt, ist es nun doch möglich, sie nach einigen

Merkmalen zu unterscheiden. Der ganze Körper ist bei *Sterna* bedeutend schmäler gebaut, der Schnabel schlanker und spitzer, die Beine dünner; es zeigen sich auch Unterschiede in der Pigmentierung (*Sterna:* schwarzer Unterhalskragen). Der Scheitelfleck ist am 15. Tag noch gut ausgebildet, sein Pigment schwindet aber später mehr und mehr, und bis zum 17. Bruttag ist er bei beiden Lariden kaum mehr festzustellen. Die Scheitelflecklücke wird bis zu diesem Zeitpunkt vollständig mit Anlagen der 1. und 2. Folge besetzt. Ein weiterer Unterschied zwischen *Sterna* und *Larus* lässt sich in den Eizahnbildungen nachweisen. *Larus* besitzt nur auf dem Oberschnabel einen stark entwickelten Eizahn, während auf dem Unterschnabel, wenigstens bei äusserer Betrachtung, keine Erhebung zu beobachten ist. Bei *Sterna* dagegen lässt sich vom 16. Bruttag weg auch auf dem Unterschnabel ein deutlich sich abhebender Eizahn unterscheiden. Diese Beobachtung lässt sich nach Rezovsca (1934) auch bei anderen Vögeln machen.

Auch bei den Prozessen der Anlagenverteilung häufen sich die Unterschiede zwischen *Larus* und *Sterna.* Sie beziehen sich allerdings weniger auf die erste Folge, als vielmehr auf die 2. und 3., sodass wir im folgenden oft gezwungen sein werden, die beiden Lariden getrennt zu erwähnen.

In der Entwicklung der 2. Folge des Beckenzentrums verhält sich z. B. *Larus* auffällig anders als *Sterna.* Am 16. Bruttag erreichen die ersten Anlagen der 2. Folge im ganzen Zentrum bei *Larus* spätes Papillenstadium bis frühes Fadenstadium (2. Folge *a*). Dazwischen haben sich bereits Anlagen auf frühem Höckerstadium eingeschoben (2. Folge *b*) (s. Fig. 25 *a*). Wie bei *Vanellus* finden wir also auch bei *Larus* eine Differenzierung in 2 Wachstumstypen innerhalb der 2. Folge. Die beiden Anlagentypen wachsen bis zum 17. Bruttag stark heran; die 2. Folge *a* zeigt lange, dünne Fäden, 2. Folge *b* mittlere Papillenstadien (s. Fig. 25 *b*). Bei *Sterna* dagegen finden wir noch am 15. Bruttag die 2. Folge auf frühem Papillenstadium und zwar einheitlich für das ganze Zentrum (s. Fig. 25 *d*). Bis zum 17. Tag wachsen aber die Anlagen nur ganz minimal; sie erreichen nur spätes Papillenstadium und bleiben ausserordentlich schmal (s. Fig. 25 *e*), sodass man von einer eigentlichen Wachstumshemmung sprechen könnte, während bei *Larus* für das B.Z. eine volle Entwicklung der 2. Folge wie bei *Vanellus* festzustellen ist. Die Entwicklung der 3. Folge ist für die beiden

Lariden ungefähr gleich. Wohl tritt diese Folge bei *Larus* etwas später auf; sie zeigt aber bis zum 17. Bruttag auch dort eine intensive Ausbreitung über das ganze Zentrum und ist zahlenmässig stark vertreten. Ihre Anlagen sitzen frei auf dem Follikelrand.

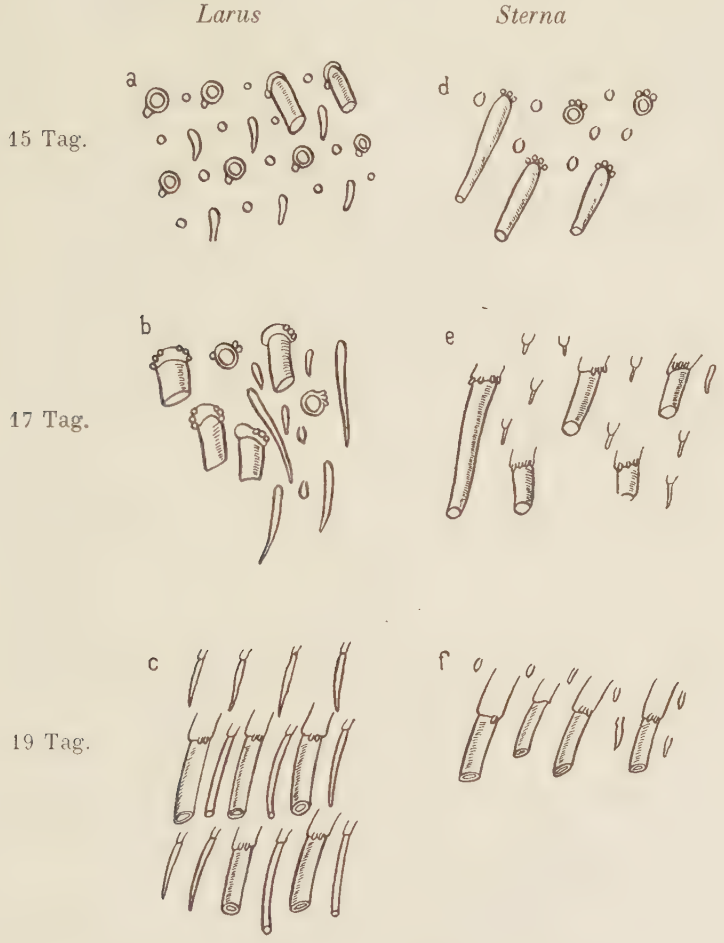


Fig. 25. — *Embryonalpterylose der Lariden.*
Entwicklung der 2. Federfolge: Beckenzentrum.

Im Schwanzzentrum ist die Besetzung mit 2. Folge für *Larus* und *Sterna* noch in gleicher Weise über das ganze Zentrum hinweg ausgebildet; wir finden überall späte Höckerstadien. Die 3. Folge ist auf allen Follikelrändern der Anlagen 1. Folge vorhanden, oft

bis zu 8 Anlagen in einem dichten Kranz um die Anlagen der 1. Folge herumstehend.

Im H.R.Z. und im Dorsal„mittelrain" tritt bei *Larus* schon am 15. Bruttag eine Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* auf, die sich bis zum 17. Tag bis zu einem Unterschied zwischen frühen Fadenstadien (*a*) und späten Höckerstadien (*b*) auswirkt. Bei *Sterna* dagegen ist die 2. Folge am 17. Tag nur bis zu späten Höckerstadien gelangt und zeigt stark im Wachstum gehemmte, schmale Anlagen im ganzen Zentrum; es fehlt also eine Differenzierung in zwei Wachstumstypen. Die 3. Folge zeigt bei *Larus* und *Sterna* ungefähr die gleiche Entwicklung; sie findet sich im ganzen H.R.Z., bei allen medianen Anlagen auf beiden Follikelseiten der Anlagen 1. Folge, bei den lateralen Anlagen ausnahmslos dorsal gerichtet.

Im V.R.Z. ist der entsprechende Unterschied zwischen *Larus* und *Sterna*, wenn auch in schwächerem Ausmasse, innerhalb der Entwicklung der 2. Folge festzustellen. An Hand von mikroskopischen Präparaten kann man deutlich beobachten, dass bei *Sterna* die Anlagen der 2. Folge, wenn sie auf Papillenstadium angelangt sind, wieder in die Haut zurückschlüpfen, während sie bei *Larus* im Wachstum weiter fortschreiten. Die 3. Folge fehlt bei *Larus* am 17. Tag noch im caudalen Teil und in der Scheitelfleckzone; bei *Sterna* ist sie auch in diesen Hautbezirken vorhanden. Die Anlagen besetzen fast ausschliesslich die dorsalen Ränder des Follikels in einer Anzahl, die bis auf 5 ansteigen kann.

Im Scheitelzentrum haben sich die neu entstandenen Lücken innerhalb der 1. Folge (s. letzte Stadien) z. T. wieder ausgeglichen, z. T. sind sie nun mit 2. Folge ausgefüllt. Die Ausbreitung dieser 2. Folge ist bis zum 17. Bruttag bei *Sterna* über das ganze Kopfgebiet vorgedrungen, z. T. sind die Anlagen auch bereits wieder in Reduktion begriffen. Bei *Larus* dagegen sind noch nicht alle Hautzonen des Kopfes mit 2. Folge besetzt, sie fehlt noch immer im Schnabelwurzelgebiet, im vordersten Winkel der Ventralfläche des Schnabels und zwischen den Lidfederanlagen. Die 3. Folge ist bei *Larus* und *Sterna* nur spärlich vertreten. Die 2. Folge des Brustzentrums tritt innerhalb des Ventralmittelrains auf, gleichzeitig hat sie bei beiden Lariden das ganze Zentrengebiet in dichter Anordnung mit Höckern oder mittleren Papillen besetzt. Trotz der starken Entwicklung der Follikelwülste ist die 3. Folge — sie ist im ganzen Zentrum zu treffen — nur schwach ausgebildet.

Die Bauchseitenfelder sind ganz mit 2. Folge besetzt (späte Höcker), meist liegen 3-5 Anlagen in einer Lücke der 1. Folge. 3. Folge findet sich bei *Larus* erst in der caudalen Hälfte des Feldes (zu beiden Seiten des Follikels); bei *Sterna* ist das ganze Feld mit 3. Folge versehen (meist laterale Lage auf dem Follikelwulst).

Das ganze Schulterzentrum zeigt bei beiden Formen eine intensive Besetzung mit 2. und 3. Folge auf mittlerem Höckerstadium.

Die Schenkelfläche stellt den einzigen Hautbezirk dar, in welchem sowohl bei *Larus* als auch bei *Sterna* die 2. Folge sich in *a* und *b* Wachstumstypen differenziert (*a:* frühe Fadenstadien, *b:* späte Höcker), ohne dass vorläufig irgendwelche Reduktionserscheinungen aufgetreten wären. 3. Folge ist am 17. Bruttag bei allen Anlagen der 1. Folge des Schenkelzentrums in nur schwacher Ausbildung zu treffen.

Auf der Flügelfläche sind bei *Larus* nur die cephalen Kanten des Ober- und Unterarmes und der Hand noch nicht mit 2. Folge besetzt. Bei *Sterna* ist die gesamte Flügelfläche damit ausgestattet. Die meisten Anlagen, die in dichter Anordnung vorliegen, zeigen spätes Höckerstadium, eine Reduktion ist noch nicht festzustellen. Die 3. Folge ist bei *Sterna* bei allen Anlagen der 1. Folge vorhanden; bei *Larus* dagegen fehlt sie auf der Handfläche noch; auf der Unterarmfläche sind nur die 3 basalen Unterarmreihen damit besetzt, und auf dem Oberarm zeigt sie sich innerhalb der Anlagenreihen der Hinterkante.

Fassen wir die wichtigsten Veränderungen der Pterylose vom 15.-17. Bruttag zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Verhältnisse der 1. Federfolge sind für *Larus* und *Sterna* dieselben.
2. Die 2. Folge verteilt sich bei *Sterna* früher und schneller über die einzelnen Hautbezirke; sie bleibt aber mit Ausnahme der Entwicklung im Schenkelzentrum einheitlich, während sie sich bei *Larus* meist in 2. Folge *a* und *b* gliedert.
3. In einzelnen Zentren (B.Z., H.R.Z., V.R.Z.) wird bei *Sterna* das Wachstum der 2. Folge gehemmt, und die einzelnen Anlagen wachsen in die Haut ein. Bei *Larus* dagegen geht das Wachstum der 2. Folge weiter, ähnlich wie bei *Vanellus*.
4. Die 3. Folge entwickelt sich bei *Sterna* und *Larus* gleich; sie tritt höchstens bei *Sterna* in einzelnen Zentren etwas früher auf.

6. *Embryonen vom 18. Bruttag bis zum Schlüpfen:*

Auf den späteren Embryonalstadien lassen sich die *Sterna*- und *Larus*-Embryonen mit Leichtigkeit unterscheiden durch ihre Körpergrösse und durch die Pigmentierung der Federanlagen. Die Eizahnbildungen zeigen noch die gleichen Unterschiede (*Larus:* nur Oberschnabel, *Sterna:* Ober- und Unterschnabel). Die Nasenöffnung, die am 19. Bruttag noch von einem dünnen Häutchen überdeckt sind, öffnen sich erst kurz vor dem Schlüpfen.

Die Federanlagen der 1. Folge streifen z. T. schon vor dem Schlüpfen die Federscheiden ab oder lassen sich zum mindesten durch die geringste Berührung ausfasern.

Im Beckenzentrum von *Larus* haben die Anlagen der 2. Folge *a* bis zum Schlüpfen die gleiche Länge erreicht wie die Anlagen der 1. Folge; der Durchmesser ihrer Einzelanlagen ist dagegen nur etwa halb so gross (Fig. 25 *c*). Die 2. Folge *b* zeigt frühe Fadenstadien. Bei *Sterna* finden wir demgegenüber am 19. Bruttag noch schmale späte Papillenstadien (s. Fig. 25 *c*), die sich bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens schliesslich vollständig in die Haut zurückziehen, sodass keine Spur mehr davon zu erkennen ist. Die 3. Folge ist bei *Larus* im Moment des Schlüpfens auch oberflächlich noch sehr deutlich zu erkennen, also noch nicht eingewachsen (vergl. *Vanellus*). Bei *Sterna* dagegen sind nur noch sehr wenige Anlagen äusserlich sichtbar.

Während die 2. Folge im Schwanzzentrum bis zum 17. Tag für beide Lariden gleichartig bis zu späten Höckern entwickelt war, zeigt sich nun kurz vor dem Schlüpfen, dass nicht nur für *Sterna*, sondern auch für *Larus* eine Wachstumshemmung feststellbar ist: Bei den *Sterna*-Embryonen sind die Anlagen der 2. Folge vollkommen in die Haut eingewachsen; bei *Larus* ist die Reduktion nicht ganz soweit gediehen; die Hauptzahl der Anlagen der 2. Folge ist wohl noch vorhanden, ist aber in ihrer Entwicklung nicht über frühes Papillenstadium hinaus gediehen. Die 3. Folge ist zur Schlüpfzeit bei *Larus* noch auf dem Follikelwulst äusserlich anzutreffen, bei *Sterna* dagegen ausnahmslos eingewachsen.

Im H.R.Z. ist für *Larus* keinerlei Einwachsen der 2. Folge in die Haut festzustellen; die beiden Anlagentypen *a* und *b* lassen sich weiterhin bis zum Schlüpfen unterscheiden, wenn auch die Differenz in der Anlagenlänge etwas geringer geworden ist. Das ganze Zentrum incl. Dorsal„mittelrain" ist nach wie vor mit 2. Folge

besetzt. Anders bei *Sterna*. Dort ist einzig im Dorsal„mittelrain" von einer normal entwickelten 2. Folge zu sprechen. Im Zentrum selbst ist am Ende der Embryonalzeit die 2. Folge verschwunden. Die 3. Folge ist bei *Larus* zum gleichen Zeitpunkt noch voll entwickelt und äusserlich sichtbar, bei *Sterna* aber im Einwachsen begriffen.

Trotzdem im V.R.Z. bis zum 17. Bruttag bei *Larus* bereits eine schwache Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* festzustellen war, werden diese Anlagen ähnlich wie bei *Sterna* reduziert in ihrer Ausbildung. Die vorher mit frühen Papillenstadien bezeichneten Anlagen sind nur noch als kleine helle Punkte in der früheren Anordnung zu erkennen; sie sind in die Haut eingewachsen. Einzig die Anlagen des Dorsal „mittelrains" machen eine Ausnahme; diese haben sich zu langen Fäden, ähnlich denen des B.Z. und H.R.Z. entwickelt. Bei *Sterna* finden wir in den Rainpartien ähnliche Anlagen, während im Zentrum selbst die sämtlichen Anlagen der 2. Folge bis zum Schlüpfzeitpunkt vollständig eingewachsen sind. Die 3. Folge lässt sich bei *Larus* im ganzen V.R.Z. noch sehr wohl erkennen, wogegen sie bei *Sterna* bis zum Schlüpfen vollständig eingewachsen ist.

Im Scheitelzentrum zeigt die 2. Folge bei *Larus* keinerlei Einwachsen in die Haut; die Anlagen sind zwar erst als späte Papillenstadien entwickelt; dies hängt aber mit dem späten Auftreten der 2. Folge im Scheitelzentrum überhaupt zusammen, ist doch bis zum Schlüpfen noch nicht einmal die Gesamtheit der Kopfhautpartien damit ausgestattet (z. B. Schnabelwurzelzone, Schnabelwinkel). Bei *Sterna* sind auch die Scheitelanlagen der 2. Folge in die Haut eingewachsen und im Moment des Schlüpfens nicht mehr auf der Hautoberfläche zu sehen. Die 3. Folge fehlt sowohl bei *Larus* als bei *Sterna* vor dem Schlüpfen noch in den Aussenpartien des Scheitelzentrums (Schnabelwurzel und Unterschnabelzone), im Zentrum selbst ist sie dagegen stark entwickelt.

In den Brustzentren findet bei beiden Lariden ein Einwachsen der 2. Folge in die Haut statt, nur im Ventralmittelrain liegen bei beiden normal entwickelte Anlagen (lange Fäden). Die 3. Folge hat sich über das ganze Zentrum ausgebreitet und ist bei *Sterna* schon grösstenteils eingewachsen.

Auch in den Bauchfeldern ist für beide Lariden ein Einwachsen der 2. Folge anzugeben. 3. Folge ist im ganzen Zentrum vertreten,

aber bis zum Schlüpfen noch nicht eingewachsen. Für das Schulterzentrum gelten für *Larus* und *Sterna* ähnliche Verhältnisse; die Ausbildung der 2. Folge kommt nicht über späte Höckerstadien hinaus; bis zum Schlüpfen senkt sie sich in die Haut ein. Die 3. Folge bleibt noch oberflächlich sichtbar.

Auf der Schenkelfläche ist, wie wir schon auf dem Stadium von 17 Tagen feststellen konnten, bei *Larus* eine vollständig normale Entwicklung der 2. Folge zu beobachten. Die beiden Typen 2. Folge *a* und *b* sind zu langen Fäden ausgewachsen, die sich im ganzen Zentrum gleichmässig verteilen. Aber auch bei *Sterna* ist die 2. Folge im Schenkelzentrum nicht eingewachsen; es sind wohl einige reduzierte Anlagen aufzufinden, die Grosszahl ist aber zu langen dünnen Fäden ausgewachsen. Dies stellt für Sterna das einzige Gebiet dar, in welchem das Einwachsen der 2. Folge nicht eintritt, während bei *Larus* die normale Entwicklung dieser Folge auch noch für das B.Z., das H.R.Z., das Scheitelzentrum und den Flügel typisch ist. Die 3. Folge ist bei *Larus* am Ende der Embryonalzeit noch sichtbar, bei *Sterna* dagegen eingewachsen.

Auf dem Flügel wachsen die Anlagen der 2. Folge vom erreichten Papillenstadium an nicht mehr weiter aus; sie werden aber auch in ihrer Grösse nicht reduziert und wachsen, wenigstens während der Embryonalzeit, noch nicht ein. Bei *Sterna* sind deren Anlagen nur auf der Handfläche als helle Punkte noch zu erkennen, auf den übrigen Flügelpartien sind sie eingewachsen. Hier scheint also auch für *Sterna* das Einwachsen erst ganz kurz vor dem Schlüpfen einzutreten. Die 3. Folge ist sowohl bei *Larus* als bei *Sterna* über alle Flügelteile ausgebreitet.

Zusammenfassend gelten in den späten Embryonalstadien für die 2. Federfolge die folgenden Unterschiede zwischen *Larus* und *Sterna*.

Bei *Larus* entwickeln die grossen Hauptzentren (B.Z., H.R.Z., Schenkelz., Scheitelz., Flügel) ihre 2. Folge vollkommen normal (wie bei *Vanellus*); es kommt zu einer Differenzierung von 2. Folge *a* und *b*, die sich bis zum Schlüpfen verfolgen lässt. Die 2. Folge *a* erreicht bis zu diesem Zeitpunkt die gleiche Länge wie die Anlagen der 1. Folge. Die übrigen Zentren lassen wie bei *Sterna* ihre Anlagen 2. Folge entweder auf gleicher Entwicklungsstufe stehen oder einwachsen. Bei *Sterna* andererseits wird die Ausgestaltung der 2. Folge (*a* und *b*) nur im Schenkelzentrum

normal durchgeführt, während die Anlagen dieser Folge in allen anderen Zentren einwachsen und zwar meist derart vollständig, dass im Moment des Schlüpfens oberflächlich keine Spur mehr zu treffen ist.

Die 3. Folge verhält sich bei beiden ungefähr ähnlich. Bei *Larus* ist sie im Zeitpunkt des Schlüpfens meist noch oberflächlich sichtbar, bei *Sterna* dagegen grösstenteils eingewachsen.

G. **Zusammenfassung: Laridae.**

Wenn wir nach der ausführlichen Darstellung der Embryonalpterylose der Laridae einen Vergleich mit den früher beschriebenen Pterylosen durchführen wollen, so kann es sich vorerst am ehesten um einen solchen mit den Angaben über *Vanellus* handeln.

Die Ähnlichkeit in der Entwicklung der 1. Folge ist eine weitgehende; die meisten Zentren zeigen eine fast genaue Übereinstimmung in ihrer Ausbildung. Eine Ausnahme macht eigentlich nur das Scheitelzentrum, das sich in seiner ersten Anlage als 3-fach erweist, also eine Spezialisierung zeigt, die durchaus in der früher schon angegebenen Linie liegt.

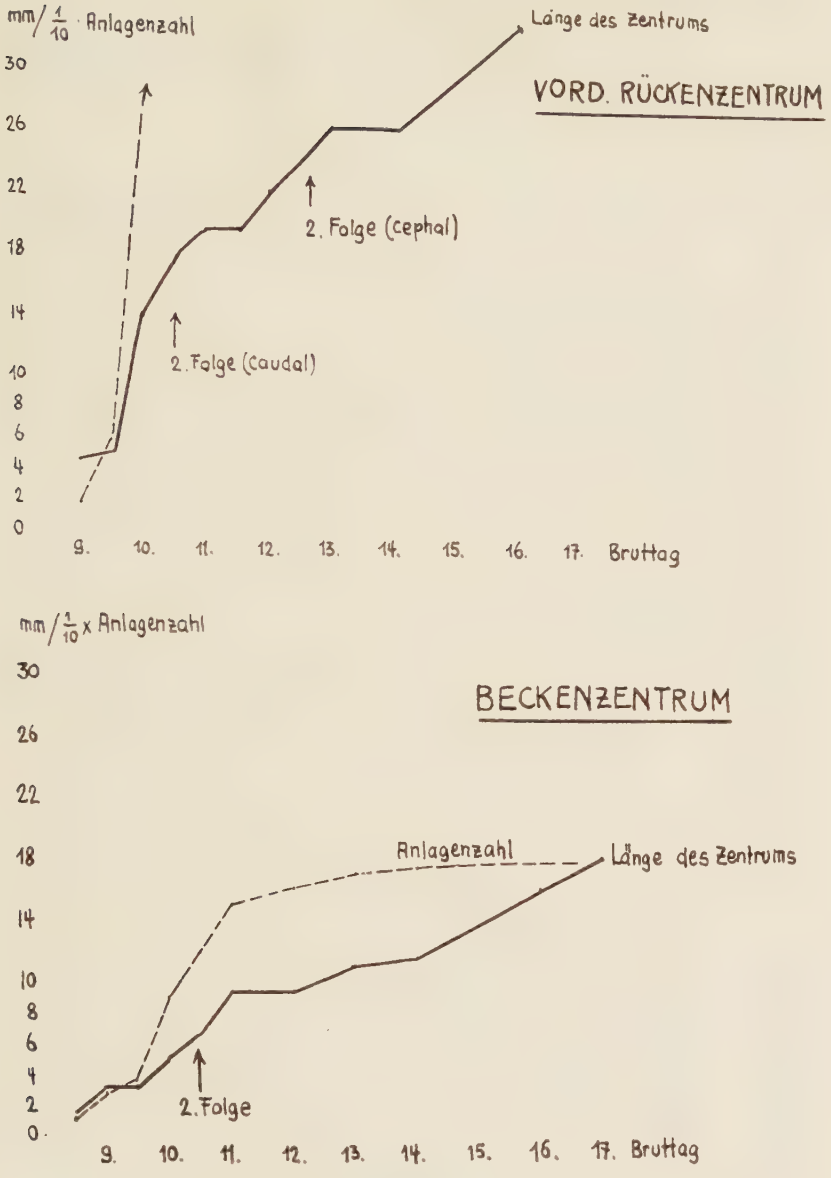
Anders liegen die Verhältnisse bei der 2. Federfolge. Bei *Vanellus* ist in allen Zentren eine maximale Ausstattung mit Praeplumae, fast überall in 2. Schüben (2. Folge *a* und *b*) zu beobachten, die während der ganzen Embryonalzeit weiter besteht. Bei den Lariden hingegen wird die 2. Folge wohl gleichfalls über den ganzen Körper ausgebreitet, bei *Larus* sind sogar eine Reihe von Zentren anzugeben (B.Z., H.R.Z., Schenkel, Flügel, Scheitelzentrum), in denen die gleiche Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* eintritt; aber doch treten hier ganz auffällige Reduktionserscheinungen innerhalb der 2. Folge auf, die in den übrigen Zentren zu einer Wachstumshemmung und zum Einwachsen der 2. Federfolge führen. Diese Erscheinung geht bei *Sterna* so weit, dass die 2. Folge einzig noch im Schenkelgebiet normal zur Entwicklung kommt (mit 2. Folge *a* und *b*), während sie in allen übrigen Hautbezirken bis zum Schlüpfen einwächst. *Larus* nimmt also offensichtlich eine Zwischenstufe zwischen *Vanellus* und *Sterna* ein, wogegen *Sterna* selbst einen extremen Fall von Reduktion der 2. Folge darstellt.

Vergleichen wir schliesslich noch diese Reduktionserscheinungen der 2. Folge mit deren Ausbildung bei den Galli, so lässt sich folgende, vorläufig rein deskriptive Reihe für die Ausbildung der 2. Folge aufstellen:

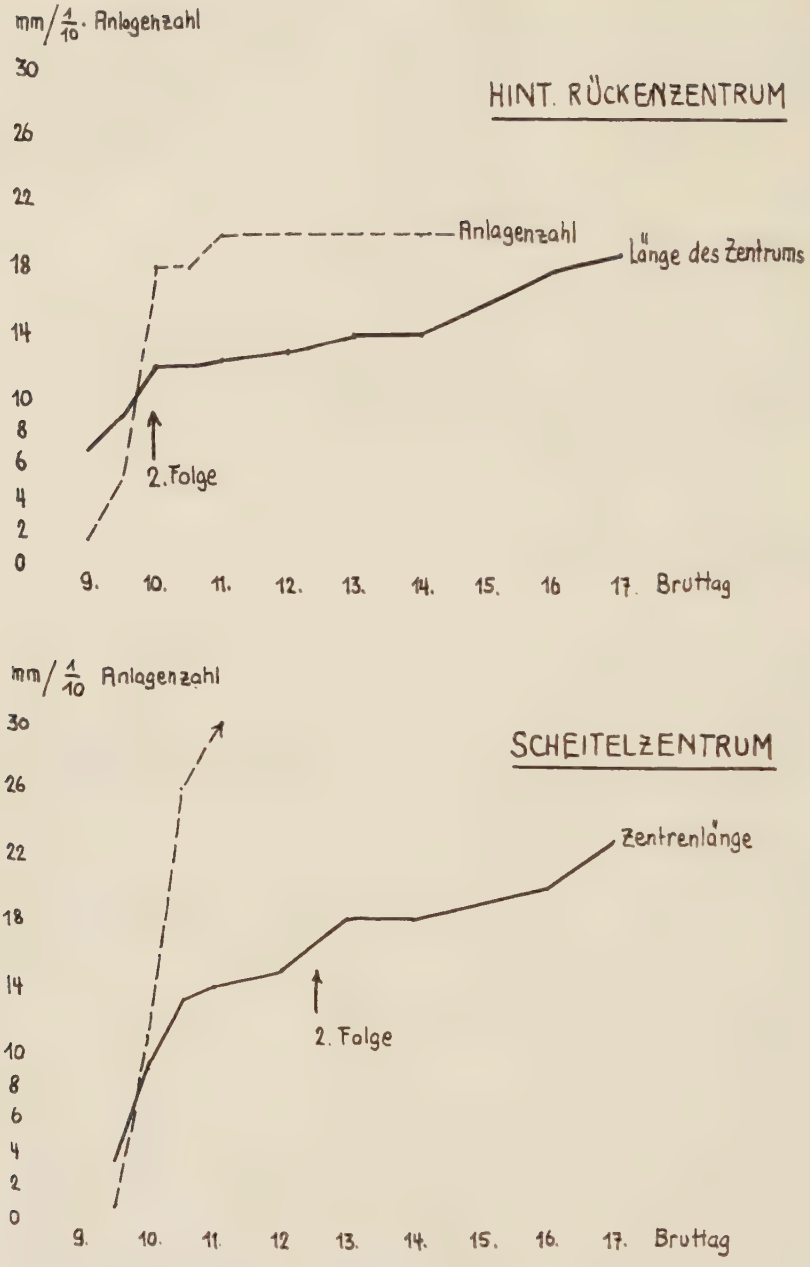
	Galli	*Vanellus*	*Larus*	*Sterna*
Ausbreitung	erst auf { Flügel, Schwanz, Halsseite, Brustmitte }	über alle Zentren	über alle Zentren	über alle Zentren aber
Ausbildung	normal, alle gleich	normal, d. h. in 2. Folge *a* u. *b* differenziert	normal, d. h. in 2. Folge *a* u. *b* differenziert nur im: B.Z., H.R.Z., Scheitelz., Schenkelz.	normal nur im Schenkelzentrum
Reduktion	keine	keine	in den übrigen Zentren	in fast allen Zentren

Während wir also bei der 1. Federfolge trotz mehrfacher Unterschiede bei den einzelnen Vertretern viel ausgeglichenere und einheitlichere Verhältnisse vorfinden, zeigt die 2. Folge ein unausgeglichenes, noch nicht festgelegtes Verhalten. Von einem ersten Anfang ihrer Ausbreitung bei den Galli geht sie über zu einer Bedeckung der sämtlichen Zentren *(Vanellus)*, die dann bei den Lariden durch teilweise *(Larus)* oder schliesslich fast vollständige *(Sterna)* Reduktion beeinträchtigt wird. Die 3. Folge ist in ihrer embryonalen Ausbildung bei den beschriebenen Formen sehr ähnlich, bei den Lariden ist einzig der Vorgang des Einwachsens verzögert. Bei *Sterna* zeigt sie im allgemeinen ein früheres embryonales Auftreten und auch ein vorzeitigeres Einwachsen als bei *Larus*.

Schliesslich sei nochmals zusammenfassend auf die Gesetze der Einlagerung der 2. Folge hingewiesen. Sie weisen auch für diese Folge zentrenmässige Ausbreitung nach. Sie zeigen aber auch, dass nur in bestimmten Hautwachstumsbezirken und bei bestimmter, fortgeschrittener Entwicklungsstufe der 1. Folge die 2. Federfolge überhaupt auftreten kann.



Larus ridibundus L.: Längenwachstumskurven der wichtigsten Zentren und Auftreten der 2. Folge im Laufe der Embryonalzeit.



Larus ridibundus L.: Längenwachstumskurven der wichtigsten Zentren und Auftreten der 2. Folge im Laufe der Embryonalzeit.

Larus ridibundus L.

Tabelle der Anlagenzahlen (A) und der Längen der Einzelzentren (L, in mm gemessen) im Verlauf der Embryonalzeit.

Brut-tag	B.Z.		Schw.Z.		H.R.Z.		V.R.Z.		Sch.Z.		Bauchf.		Brustz.		Sche.Z.		Schu.Z.		Flügel	
	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L
8½	7	1,5		2																
9	24	3,1	12	2	16	7	19	4,5												
9½	33	3,1	12	2	50	9	50	5	8	3,5	10	4								
10	90	5,1	16	4	180	12	400	14	110	9	150	8	240	11	30	4	47	3	15	2
10½	120	6,5	38	4,2	180	12	700	17,5	260	13	200	9,5	350	12	45	4	67	4	70	7
11	150	9,5	70	4,5	200	12,5	800	19,5	350	14	260	11	440	16	90	5	110	5,7	100	11
12	160	9,5	80	4,5	200	13,5	1000	22		15	320	13	550	17	90	6	125	6	135	13
13	170	11	90	5	200	14		26	400	18	340	14	550	18	90	6,5	130	6	200	14
14	170	11,5	100	5	200	14		26		18	420	14	550	18	90	6,5	130	7	200	14
16		16		7		18		33		20		17,5		22		8		9,5		20
17		18		7		19		35		23		19		25		9		11		21
19		28		10		25		43		26		27		38				12		24
Schl.		30		10		40		56		30		35		45				15		29

—— stärkster relativer Zuwachs.

Sterna hirundo L.

Tabelle der Anlagenzahlen (A) und der Längen der Einzelzentren (L, in mm gemessen) im Verlauf der Embryonalzeit.

Brut-tag	B.Z.		Schw.Z.		H.R.Z.		V.R.Z.		Sch.Z.		Bauchf.		Brustz.		Schu.Z.		Flügel	
	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L
8½	7	2	6	1,5														
9	38	4	12	2	100	9	160	9,5	140	6								
9½	72	4	12	2	110	9	330	11			50	3,5	120	7	45	2,5	25	3,5
10	78	4,5	25	3	145	9	400	14	280	9,5	120	6	145	7	50	3	45	4,5
11	145	8	58	3,5	166	11	?	20	?	11	166	8,5	220	11	70	4,5	76	6,5
12	160	13	100	4,5	172	15	900	30	380	16	320	15	300	17	105	6	120	8 (H)
13	170	14	115	5	175	15	?	30	?	18					105	6	190	8 (H)
14		14		5		15		32		18						6,5		
15		15		5		17		34		18								
17		18		5		18												

—— stärkster relativer Zuwachs.

Zweiter Hauptteil.

DIE POSTEMBRYONALPTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.

A. Die Postembryonalpterylose von Gallus domesticus.

Bei der Darstellung der Postembryonalpterylose von *Gallus* kann es sich nicht darum handeln, eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Altersstadien zu geben und die Entwicklung der einzelnen Federtypen in ihrem weiteren Wachstum zu verfolgen. Das erübrigt sich auch ohne weiteres durch die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dieser Frage bereits beschäftigt haben. Es sollen vielmehr im folgenden einige besondere Fragestellungen in den Vordergrund gerückt werden, die in einem engeren Zusammenhang mit den bereits erörterten Problemen der Embryonalpterylose stehen. In diesem Sinne scheinen mir die folgenden Fragen von einem gewissen Interesse, besonders auch aus dem Grunde, weil sie bis jetzt noch kaum ausführlich in Angriff genommen worden sind:

1. Stimmen die Zahlenverhältnisse innerhalb der 1. Federfolge der Embryonalzeit mit denjenigen der Postembryonalzeit und der adulten Pterylose überein?

   Im Verhältnis von Praepennae und Pennae ist diese Frage ohne weiteres zu bejahen, wie es sich durch Nachzählen der einzelnen Federreihen der zahlreichen Zentren mit Leichtigkeit beweisen liess.

   Die gleichen Federzahlen, die wir auf dem Embryonalstadium des 13. Bruttages fanden, sind auf den Postembryonalstadien noch vorhanden. Daraus ergibt sich ohne Schwierigkeit als weitere Konsequenz die Tatsache, dass Praepennae und nachfolgende Pennae an der gleichen Hautstelle hervortreten.

2. Als zweites Problem soll das Verhältnis von Praeplumae (2. Folge) und der Entwicklung ihrer Nachfolgefedern aufgeworfen werden. Dabei können wir uns, was schon aus

der Betrachtung der Embryonalstadien zu vermuten ist, vorwiegend auf Flügel- und Schwanzregion beschränken, denn nur dort ist die 2. Federfolge eigentlich stark entwickelt. Auch bei dieser Folge lässt sich die Gleichheit der Anlagenzahlen auf embryonalen und postembryonalen Stadien nachweisen.

3. Die 3. Folge, die sich embryonal in die Haut versenkt hat, soll in ihrer weiteren Entwicklung verfolgt werden und es soll durch genauen Vergleich der einzelnen Stadien versucht werden, eine Vorstellung von deren Funktion zu gewinnen. Gleichzeitig soll auch für die 3. Folge der Nachweis gleicher Zahlenverhältnisse der Fadenfedern auf embryonalen und postembryonalen Stadien erbracht werden.

Diese drei hauptsächlichen Fragen sollen an Hand der genauen Darstellung der folgenden Postembryonalstadien gelöst werden:

2. Postembryonaltag.

Die Zahlenverhältnisse der 1. Federfolge sind die gleichen wie im Embryonalzustand. In mehreren Körperbezirken werden die Praepennae bereits von den darunter vorstossenden Pennae, die z. T. noch geschlossen sind, über die Haut emporgehoben. Für die Darstellung der 2. Federfolge beziehen wir uns am besten auf die Fig. 26, die die Verhältnisse in der Flügelregion wenigstens für ein kleines Hautstück veranschaulicht. Danach ist die 2. Folge immer noch auf dieselben Zonen beschränkt; es sind weiterhin 2 Reihen von geschlossenen, aber langgezogenen Praeplumae auf dem Flügel auzutreffen, die deutlich von den übrigen Federn zu unterscheiden sind. Im Schwanzgebiet ist die Entwicklung etwas schwächer, aber ebenfalls auf die ursprünglichen Zonen beschränkt. Dazu kommen bloss wenige Anlagen der 2. Folge in der Halsseiten- und Brustmittelregion.

Die 3. Federfolge ist auf der Hautoberfläche noch nirgends nachzuweisen.

8. Postembryonaltag.

Die Pennae sind in den meisten Hautbezirken kräftig in die Länge gewachsen; die Federscheiden haben sich meist geöffnet und lassen die Federfahnen hervortreten. Trotzdem sitzen die Prae-

pennae noch auf den Federspitzen auf. Dies gilt in erster Linie für die distalen Flügel- und Schwanzreihen, während in der proximalen Region des Flügels die reinen Pennae ohne Überlagerung durch Praepennae vorhanden sind (vergl. auch Heinroth, 1898).

Die 2. Folge zeigt nur schwaches Längenwachstum und gleiche Zahlenverhältnisse wie früher; sie hat sich nur in geringfügigem Masse verändert.

Die 3. Federfolge fehlt in sämtlichen Körperbezirken immer noch.

12. Postembryonaltag.

Die Fahnen der Pennae des Flügels sind nun grösstenteils eröffnet und die Neoptile sind abgefallen. Dasselbe gilt für die Steuerfedern. Dagegen sind die Marginalreihen des Flügels und die Deckfederreihen des Schwanzes noch durchwegs mit Neoptilen besetzt; die obersten zeigen überhaupt erst sehr schwache definitive Federkeime.

Die Federn der 2. Folge sind immer noch rein dunig; sie haben sich in den ihnen zufallenden Hautgebieten überall von den Federscheiden entblösst und entfaltet; es fehlen aber immer noch jegliche Nachfolger der 2. Folge. Als einzige auffällige Veränderung kommt nur eine beträchtliche Verstärkung der Follikelwülste der einzelnen Dunen in Betracht. Wichtig ist dagegen auf diesem Postembryonalstadium das erneute erste Hervorbrechen der 3. Federfolge bei einzelnen Federn des Unterarm- und Handgebietes. Diese früher eingewachsenen Anlagen erscheinen in Form von kleinen, schwachen, aufgefaserten Pinselchen auf der Oberseite der Follikel der 1. Folge,

Fig. 26. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Ausbildungsgrad und Anordnung der 2 Federfolgen auf dem Flügel am 8. Tag nach Schlüpfen. Linker Flügel, Praepennae abgefallen, Pennae eröffnet, Federn der 2. Folge geschlossen gezeichnet.

vorläufig in der Einzahl. In den übrigen Hautzonen ist 3. Folge noch nicht feststellbar.

18. Postembryonaltag.

Auf der Flügelfläche hat die stärkste Handschwinge 8 cm Länge erreicht, während die Deckfedern der ersten Reihe 3½ cm lang sind und die obersten Marginalreihen noch immer bloss Neoptile aufweisen. Die Steuerfedern erreichen maximal 4 cm Länge, die Deckfedern des Schwanzes sind noch mit Neoptilen ausgestattet.

Fig. 27. — *Gallus domesticus.* Einzelfeder der 2. Folge (Praepluma) mit ihrer Nachfolgefeder (Pluma) aus der Flügelregion vom 18. Postembryonaltag.

Die 2. Folge zeigt erst wenige Nachfolgefedern (s. Fig. 27) und hat sich auch sonst kaum geändert.

Die 3. Folge tritt nun ausser in den Unterarm- (dort fehlen sie nur noch bei den Armschwingen) und Handgebieten (ausser bei den Handschwingen selbst) auch im Beckenzentrum in Form von kleinen Aufwölbungen auf den stärksten Konturfederfollikelwülsten wieder auf.

35. Postembryonaltag.

Die stärkste Handschwinge weist 11 cm Länge auf, die Deckfedern 4-5 cm; die obersten Marginalreihen sind ebenfalls mit schwachen Konturfederkeimen ausgestattet, die z. T. ihre Neoptile bereits verloren haben. Die längste Steuerfeder misst 6 cm. In den übrigen Hautbezirken finden sich meist Konturfederkeime vor; doch muss auf die Tatsache aufmerksam gemacht werden, dass zwischen den bereits ausgewachsenen Konturfedern immer wieder solche vorkommen, die äusserlich erst Neoptile zeigen und in ihrer ganzen Entwicklung stark retardiert erscheinen. Auch diese gehören zur ersten Folge und stellen normale, nur stark im Wachstum zurückbleibende Federn dar. Dies tritt vor allem am Rand der schlechtweg als „Raine" bezeichneten Gebiete auf, ein weiterer Hinweis darauf, dass wir es bei diesen Zonen nicht mit klar umschriebenen, konturfederlosen Bezirken zu tun haben und dass die

Ausdrücke Raine und Fluren nicht ohne starke Einschränkungen verwendbar sind.

Die 2. Folge hat sich in der Zwischenzeit stark verändert durch das Auftreten von deutlichen Nachfolgefedern (Plumae), die vor allem im distalen Teil der 1. Unterarmdeckfederreihe gut entwickelt sind (s. Fig. 28). In unmittelbarer Nähe davon finden sich aber noch Federn der 2. Folge mit nur kleinen Pluma-keimen. Zwischen der 1. und 2. Unterarmreihe sind diese nachfolgenden Plumae sogar noch weiter ausgewachsen; zahlreiche zeigen noch die alten aufsit-

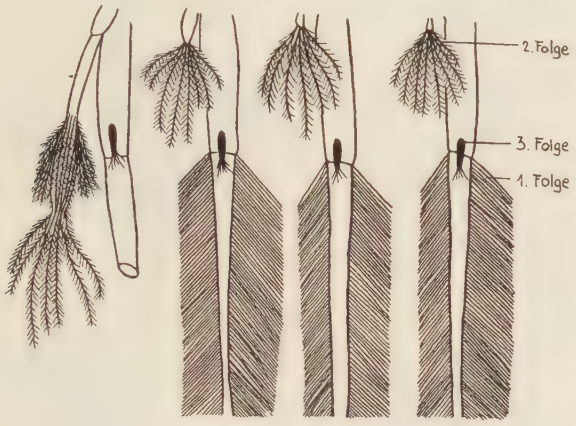


Fig. 28. — *Gallus domesticus.*
Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem Flügel am 35. Postembryonaltag. Linker Flügel, 1. Folge voll entfaltet, 2. Folge (Praeplumae) wird von den neu hervorbrechenden Plumae emporgehoben, 3. Folge (Fadenfedern) brechen neu hervor.

zenden Praeplumaebüschel, andere hingegen haben diese bereits verloren. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch auf der Handfläche. Im Schwanzgebiet beobachtet man einerseits reine Dunen der 2. Folge noch ohne Nachfolgefedern, andererseits aber auch bereits Praeplumae mit darunter liegenden Plumakeimen (s. Fig. 29).

Es zeigt sich also die wichtige Tatsache, dass die sämtlichen Plumae auch bei den Galli, wo sie nicht über den ganzen Körper verteilt sind, von Praeplumae embryonal angezeigt werden. Man beobachtet also ein prinzipiell gleiches Wachstum mit entsprechenden Hemmungsphasen wie bei der 1. Federfolge.

Die 3. Federfolge tritt nun auch noch im Rückenzentrum, bei

den Arm- und Handschwingen und im Brustzentrum auf. Sie ist meist stark entwickelt, grösstenteils auch frisch eröffnet. Die Anordnung ist prinzipiell die gleiche wie in den späten Embryonalstadien (vergl. 14. Embryonaltag). Die stärkste Ausbildung erfährt

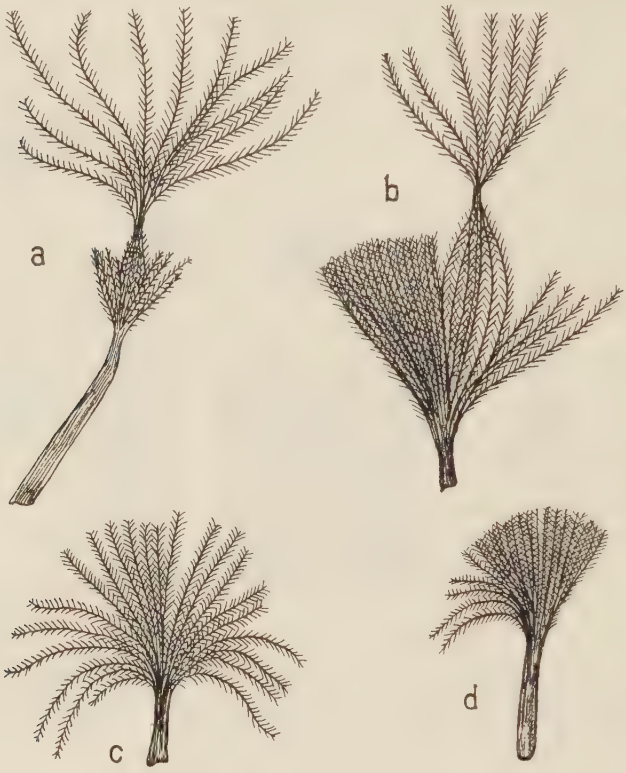


Fig. 29. — *Gallus domesticus.*

Einzelfedern der 2. Folge (Praeplumae) mit ihren Nachfolgern (Plumae) aus der Flügel- und Schwanzregion vom 35. Postembryonaltag.

a) Praepluma noch vollständig vorhanden, Pluma im Eröffnen begriffen.
b) Praepluma noch vollständig, Pluma fast vollständig eröffnet.
c) Voll eröffnete Pluma, Praepluma bereits abgefallen.
d) Pluma, im Eröffnen begriffen, bei der die Praepluma schon frühzeitig abgefallen ist.

die 3. Folge auf der oberen Flügelfläche, wo die einzelnen Anlagen aus einem dichten Büschel von Rami bestehen, die vorläufig noch in keiner Weise den zukünftigen Fadenfederbau erkennen lassen, sondern eher an Dunengestalten erinnern.

Zusammenfassend stellt man also fest, dass die 3. Folge in gleichen Zahlen- und Anordnungsverhältnissen wie auf den Embryonalstadien auf den Follikeln der definitiven Konturfedern wieder hervortritt.

49. Postembryonaltag.

Über die Ausbildung der endgültigen Konturfedern ist ausser der Angabe eines starken Längenwachstums nichts neues zu bemerken. Die längste Handschwinge misst 14 cm, die längste Deckfeder 7 ½ cm, die längste Steuerfeder 10 cm. Es gibt aber immer noch Konturfederkeime, die nur sehr schwach entwickelt sind und sogar hinter der Grösse der Anlagen 3. Folge zurückbleiben. Besonders im Übergangsgebiet Beckenzentrum-H.R.Z. sind oft blosse Embryonaldunen (noch ohne Nachfolger) vorhanden, sodass mehrfach das eigentümliche Verhältnis auftritt, dass neben einer Praepenna bereits eine stark entwickelte, noch geschlossene Dune der 3. Folge vorstösst.

Die Federn der 2. Folge sind auf Flügel, Schwanz, Halsseiten- und Brustmittelfläche zu definitiven Dunen (Plumae) geworden, die stark aufgefaserte Büschel mit meist über 15-20 Rami darstellen, deren Praeplumae überall abgefallen sind und denen im Gegensatz zu den Federn der 1. Folge die Anlagen der 3. Folge vollkommen fehlen. Diese auf wenige Zonen beschränkte Verteilung der 2. Folge lässt die Frage aufkommen, ob bei *Gallus* die Wärmeschutzfunktion, die doch sonst vor allem den Plumabildungen zukommt, entbehrt werden kann, oder ob Ersatzbildungen diese Funktion übernommen haben.

Da zeigt sich nun besonders schön auf diesem Stadium die überraschende Tatsache, dass wenigstens z.T. und zeitweise die 3. Folge die Wärmeschutzfunktion übernimmt. Die zukünftigen Fadenfedern zeigen nämlich in den meisten Hautbezirken des 49 Tagstadiums neben der eigentlichen starren und kräftigen, am Ende verzweigten Fadenfeder ein duniges Basalbüschel, dessen einzelne Rami vorläufig noch fast die Länge der Fadenfeder selbst erreichen (s. Fig. 30) und dadurch sehr wohl geeignet scheinen, den Wärmeschutz zu übernehmen. Dass es sich hier nicht um eine vereinzelte Tatsache handelt, geht daraus hervor, dass dasselbe Verhältnis in den folgenden Zentren getroffen wurde: Rückenz., Schwanzz., Beckenz. und Flügelregion. In den übrigen Zentren

ist die 3. Folge noch nicht soweit eröffnet, dass die Wärmeschutzfunktion schon übernommen werden könnte. Einzig bei den Schwungfedern scheint eine Ausnahme zu bestehen: Dort finden sich wohl mehrere Fadenfedern (4-6) auf dem Follikel einer Schwinge; aber es fehlen von Anfang an fast vollständig die Basalbüschel. Ein Wärmeschutz scheint hier aber ohne weiteres entbehrlich, da die Follikel der Schwungfedern sowieso dicht

Fig. 30. — *Gallus domesticus.*
Einzelfedern der 3. Folge (Fadenfedern) in den späteren Postembryonalperioden.
a) Fadenfeder (3. Folge) mit stark entwickeltem Basalbüschel.
b) 10 Wochen alt.
c) Erwachsenes Tier.

zusammengedrängt eine dachartig vorpringende Schicht darstellen, die die darunter liegenden Hautstellen hinreichend überdeckt und schützt.

67. Postembryonaltag.

Das fortschreitende Wachstum der Konturfedern äussert sich in den meisten Hautbezirken dadurch, dass die neu aus der Follikeltasche heraustretenden Basisteile durch weiche Dunenstruktur gekennzeichnet sind. Nur den Schwung- und Steuerfedern fehlt diese Dunenbasis (längste Handschwinge 16 cm, längste

Deckfeder 8½ cm, längste Steuerfeder 15 cm). Diese starke Dunenbasisbildung der meisten Konturfedern erhält eine umso grössere Bedeutung, als gleichzeitig auf diesem Stadium die meisten Fadenfedern ihre Dunenbasis verlieren und demzufolge mit dem blossen mittleren Faden einen Wärmeschutz nicht mehr ausüben können.

Die Federn der 2. Folge bestehen aus reinen Plumae, deren Praeplumae alle abgefallen sind. Sie besetzen immer noch bloss die früher schon erwähnten Zonen (Flügel, Schwanz, Halsseiten- und Brustmittelfläche).

Die Fadenfedern haben weitere Hautbezirke besetzt: Halsoberfläche, Bauchfläche. Die Einzelanlagen der auf dem letzten Stadium bereits besetzten Gebiete verlieren, wie oben schon erwähnt, ihre Bedeutung als Wärmeschutz durch Wegfall der dunigen Basisteile (s. Fig. 30). In den neu besetzten Zonen dagegen ist die Dunenbasis natürlich noch deutlich entwickelt; dort sind die Konturfedern auch noch nicht mit basaler Dunenstruktur ausgestattet.

Die Verteilung der Fadenfedern in den einzelnen Zentren lässt sich nun sehr leicht mit der embryonalen Verteilung in Übereinstimmung bringen; die gleichen Symmetrieverhältnisse finden sich wieder, wie sich durch zahlreiche Stichproben nachweisen liess.

Erwachsenes Tier.

Als Abschluss der Darstellung der Postembryonalstadien wollen wir schliesslich noch eine kurze Zusammenfassung der Gefiederverhältnisse des erwachsenen Tieres folgen lassen:

Die Konturfedern, die ihre maximale Grösse erreicht haben (längste Handschwinge 18 cm, längste Deckfeder 9 cm, längste Steuerfeder 18 cm), zeigen neben der stark dunigen Basis der Feder selbst nun auch noch eine meist gut entwickelte Afterfeder, die den Wärmeschutz noch beträchtlich zu verstärken im Stande ist. Das stimmt auffallend gut zusammen mit der Feststellung, dass nun auch die sämtlichen Fadenfedern wirkliche Fäden darstellen, d. h. keine basalen Dunenbüschel mehr besitzen. Soviel sich also aus unserer Übersicht ergibt, findet bei *Gallus* ein Wechsel in der Ausübung der Wärmeschutzfunktion innerhalb der einzelnen Federtypen statt, der im folgenden Schema zusammengefasst werden soll (s. Fig. 31):

1. Erster Wärmeschutz durch Neoptile, die über den ganzen Körper ziemlich gleichmässig verteilt sind;

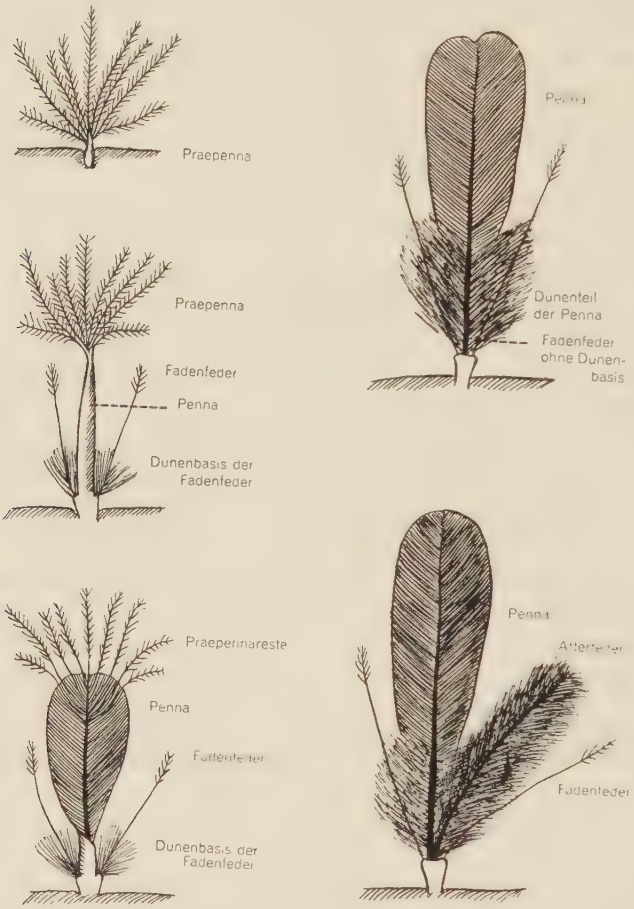


Fig. 31. — *Gallus domesticus* (Leghorn).
Schema der Entwicklung der 1. und 3. Federfolge während der Postembryonalzeit (Ablösung innerhalb der Wärmeschutzfunktion).

2. Am Flügel und Schwanz, wo die Konturfedern ihr frühestes stärkstes Wachstum zeigen und wo die Haut am ehesten entblösst wird, tritt die 2. Federfolge als Wärmeschutz auf;
3. In den übrigen Körperbezirken, wo die 2. Folge fehlt, übernehmen beim Auswachsen der Konturfedern die frisch

eröffneten Federn der 3. Folge mit ihren basalen Dunenbüscheln den Wärmeschutz;

4. Später bilden die Konturfedern selbst eine dunige Basis aus; gleichzeitig verlieren die Fadenfedern ihre basale Dunenstruktur und lassen nur den mittleren Ramus als Fadenfeder bestehen;

5. Schliesslich tritt dazu die Bildung einer Afterfeder mit erhöhter Wärmeschutzmöglichkeit.

Die 2. Federfolge beschränkt sich weiterhin auf die ursprünglichen Zonen.

Die Fadenfedern sind in zahlreichen Hautbezirken bereits abgefallen oder nur noch in kümmerlichen Resten nachzuweisen. In andern Zonen sind sie weiterhin kräftig in die Länge gewachsen und erreichen (z.B. im Beckenzentrum) 5-6 cm Länge, die Basalbüschel fehlen überall. Kümmerliche Fadenfedern finden sich immer noch bei den Schwungfedern.

Zusammenfassung der Resultate aus den Postembryonalstadien von Gallus.

Wenn wir die am Anfang dieses Kapitels aufgerollten Probleme nach dieser Darstellung der postembryonalen Verhältnisse nun zusammenfassend beantworten, so können wir die folgenden wichtigsten Resultate hervorheben:

1. Die Zahl und Anordnung der Pennae entspricht weitgehend derjenigen der Praepennae;

2. Die Bezeichnungen Raine und Fluren müssen bei genauerer Darstellung der Gefiederverhältnisse wegfallen, da innerhalb der einzelnen Zonen alle möglichen Übergänge von Federtypen feststellbar sind;

3. Die Praeplumae behalten ihre embryonale Zahl und Anordnung ebenfalls bei und werden von den Plumae des endgültigen Federkleides über die Hautfläche emporgehoben;

4. Die 3. Folge, die embryonal in den Follikel eingewachsen war, tritt postembryonal in derselben Zahl und Anordnung wieder auf in der Form von Fadenfedern;

5. In der Wärmeschutzfunktion lässt sich eine zeitliche Aufeinanderfolge von Praepennae, Plumae, Fadenfederbasis, Konturfederbasis und Afterfeder feststellen.

B. Die Postembryonalpterylose von Vanellus cristatus M.

Mit Hilfe des Beobachtungsmaterials, das aus mehreren Kiebitzaufzuchten gewonnen wurde, ist es uns möglich, die Angaben über die Embryonalpterylose von *Vanellus* durch einige Hinweise auf die Postembryonalpterylose zu ergänzen. Natürlich kann es sich nicht um eine ausführliche Darstellung dieser letzteren handeln, sondern es sind vor allem die folgenden Fragestellungen, die wir von den postembryonalen Beobachtungen aus beantworten möchten.

1. Das Problem der Übergänge von 1. Folge (= Praepennae) ➔ Pennae, von 2. Folge (=Praeplumae) ➔ Plumae, und von 3. Folge (= „Praefiloplumae") ➔ Filoplumae.
2. Die Frage nach den Zahlenverhältnissen bei späten Embryonalstadien und Postembryonalstadien der Pterylose.

Diese beiden Fragen scheinen uns einer genaueren Behandlung bedürftig, da in den meisten Darstellungen des Postembryonalgefieders nicht mit genügender Schärfe darauf eingegangen wird, sondern man sich zumeist mit den Übergängen bei der Einzelfeder begnügt hat. Schaub (1907) weist in seiner Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden ebenfalls auf diesen Mangel hin und gibt eine sehr genaue Beschreibung einiger Nestlinge. Leider fehlt auch bei seiner Darstellung ein Vergleich mit den embryonalen Verhältnissen. In einer folgenden Arbeit (1912) befasst er sich in ausführlicher Weise mit den oben angeführten Übergängen und kommt an Hand eines reichen Beobachtungsmaterials zur Ansicht, dass die Neoptile nur die Spitzen der endgültigen Federn darstellen. Wir vermissen aber auch dort den Hinweis auf die embryonale Entstehungsweise der 2. und 3. Federfolge und den Nachweis der Zusammenhänge mit entsprechenden embryonalen Bildungen. Dasselbe kann für die Arbeit von Lynds Jones (1907) ausgesagt werden, die für zahlreiche Vogelgruppen die Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Neoptil und

endgültiger Feder, zwischen Praepluma und Pluma gibt und auch mit Bildermaterial belegt. Aber auch dort steht immer nur die Einzelfeder in ihrem postembryonalen Verhalten zur Diskussion.

Wir möchten daher in unserer Darstellung gerade diese Lücken ausfüllen, d. h. die verschiedenen Federformen auf ihre embryonalen Stufen zurückführen. Es soll dies schon in der äusseren Anordnung des Beobachtungsmaterials angedeutet werden durch eine entsprechende Einteilung nach den 3 schon embryonal unterschiedenen Federfolgen, die in ihrer postembryonalen Entwicklung getrennt dargestellt werden:

1. *Entwicklung der 1. Federfolge:*

Die 1. Federfolge eröffnet ihre Neoptile meist innerhalb des 1. bis 2. Postembryonaltages, wobei die Rückenneoptile am längsten geschlossen bleiben, da sie am wenigsten mechanisch in Anspruch genommen werden. Die auffälligste Bildung dieses entfalteten *Vanellus*-Dunenkleides ist der weisse Oberhalskragen, auf den wir bereits hier aufmerksam machen wollen, da er in seinem späteren Verhalten durch starke Wachstumshemmungen bei den definitiven Pennae gekennzeichnet ist.

Durch genauen Vergleich lässt sich die gleiche Anzahl von Federn der 1. Folge nachweisen wie im späten Embryonalzustand. Die Neoptile bleiben in ihrer Ausbildung auf der gleichen Stufe stehen bis zum 9.-10. Postembryonaltag (vergl. im Gegensatz dazu *Gallus*). Erst in diesem Zeitpunkt treten die ersten Keime der endgültigen Federn aus der Haut hervor (zuerst Armschwingen und Handschwingen); sie bleiben vorerst geschlossen während ihres weiteren Auswachsens, lassen aber ihre Federfahnen am 16.-17. Tag nach Schlüpfen aus den Federscheiden hervortreten (wieder zuerst Armschwingen und Handschwingen). Am distalen Ende sitzen die Neoptile immer noch in ihrer alten Ausbildung. Bis zum 23. Tag sind die für *Vanellus* typischen, langen Häubchenfedern soweit ausgewachsen, dass sie ihre Spitzen ausserhalb des Dunenpelzes zeigen; auch sie sind mit aufsitzenden Neoptilen ausgestattet. Die übrigen Neoptile des Körpers lockern sich langsam auf und fallen in geringem Masse bereits ab. Am spätesten treten die endgültigen Keime auf der Rückenmitte auf, auf der noch im Zustand der ersten Flugfähigkeit (5 Wochen) das reine Dunenmuster festzustellen ist, und erst mit ca. 45-50 Tagen ist

auch der letzte Rest dieser Dunenzeichnung durch Wegfall der Neoptile selbst verschwunden. Eine ähnliche, wenn auch nicht so stark verzögerte Ausbildung der endgültigen Federn der 1. Folge zeigt sich im Gebiet des bereits erwähnten weissen Oberhalskragens. Dort treten die ersten schwachen Federkeime am 26. Tag auf, in einem Zeitpunkt, in dem schon ein grosser Teil des Gefieders von seinen Neoptilen befreit ist und die endgültigen Farbverhältnisse aufweist (Flügel, Brust, Bauch). Bis zum 32. Tag ist der Vogel zum grössten Teil von Neoptilen frei; die letzten lassen sich auf der Kopfoberfläche, im Gebiet des weissen Kragens und am längsten auf der Rückenfläche in vollkommen aufgelöstem Zustand auffinden. Mit 5 Wochen ist der Kiebitz flugfähig (vergl. auch Heinroth, Noll, etc.); die Schwungfedern sind dabei allerdings noch nicht ausgewachsen (Armschwingen: 8 cm, Handschwingen: 14 cm), sondern verlängern sich bis zur vollständigen Verhornung (ca. 50. Tag) noch weiter (Armschwingen: 11½ cm, Handschwingen: 17½ cm).

2. *Entwicklung der 2. Federfolge:*

Die Embryonalanlagen der 2. Federfolge lassen sich auch postembryonal sehr deutlich identifizieren. Sie fallen zwar wegen ihrer zarten Ausbildung sehr leicht ab; doch lässt sich für die gesamte 2. Folge bei *Vanellus* eine Nachfolge in Form der endgültigen Plumae nachweisen. Noch am 5. Postembryonaltag kann im V.R.Z. und H.R.Z., besonders stark aber im weissen Kragengebiet, in der Becken- und Schenkelzone die Gesamtheit der Praeplumae teils geschlossen, teils eröffnet wie die Neoptile der 1. Folge, festgestellt werden. Besonders schwierig und spärlich aufzufinden sind diese Praeplumae eigentlich nur auf der Flügelfläche, ein Verlust der offenbar mit der starken Beanspruchung durch Bewegung zusammenhängt.

Innerhalb der 2. und 3. Postembryonalwoche werden nun diese Praeplumae aus der Haut gestossen und es folgen ihnen die entsprechenden Plumae nach; dies gilt für alle Hautbezirke des Körpers. Einzig der Zeitpunkt des Auftretens ist für die einzelnen Hautzonen verschieden. Am 21. Tag z. B. sind im Rücken-, Schwanz-, Flügel- und Schenkelgebiet die hellgrauen Plumae von den Praeplumae bereits befreit, Brust und Bauch dagegen zeigen noch die beiden aufeinanderfolgenden Stufen der Federausbildung.

Im Bereich des weissen Oberhalskragens und der Rückenmitte tritt dabei das eigentümliche Verhältnis auf, dass die 1. Federfolge immer noch bloss durch embryonal schon angelegte Praepennae (ohne Pennae) vertreten ist, während die endgültigen Plumae bereits ihre Praeplumae verloren haben; die Verzögerung des Wachstums bezieht sich also nur auf die 1. Federfolge, die 2. dagegen wächst gleichmässig aus. Am 30. Tag sind die Praeplumae in den meisten Hautbezirken abgefallen (Ausnahme: Randzonen des B.Z.), die Plumae dagegen stark ausgewachsen (Länge: 1 cm), und bis zum 40. Tag ist der ganze Körper mehr oder weniger stark mit voll ausgebildeten Plumae ausgestattet. Eine Vermehrung der Federzahl gegenüber der embryonal angelegten 2. Federfolge hat offensichtlich nicht stattgefunden.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge:*

Bei der Darstellung der letzten Periode des Embryonallebens mussten wir für die Entwicklung der 3. Folge den Prozess des Einwachsens der einzelnen Anlagen schildern. Dieser Vorgang ist auch für die Postembryonalzeit nicht ohne Folgen. Noch am 21. Postembryonaltag ist in einigen Zonen (Vorderrücken, Becken- und Schulterzone) von dieser 3. Folge bloss eine erste Andeutung in Form von kurzen, hellen, durchsichtigen Fortsätzen der Follikelränder zu treffen. Auf der Rückenmittelfläche, die ja erst mit Neoptilen besetzt ist, finden sich überhaupt keine Vertreter der 3. Folge. Auf dem Flügel hingegen sind die Anlagen im Auffasern begriffen und lassen ähnlich wie bei *Gallus* bereits ein basales Dunenbüschel und eine daraus hervortretende Fadenfeder mit distaler Verzweigung erkennen. In der Schwanzregion, auf der Brust- und Bauchfläche und im Schenkel- und Scheitelgebiet finden wir bereits voll eröffnete Fadenfedern, bei denen das basale Büschel ebenfalls noch vorhanden ist. Bis zum 30. Tag sind die Federn der 3. Folge in allen Hautbezirken, in denen sie embryonal vorhanden waren, wieder vertreten. In der überwiegenden Zahl der Fälle mit einer gut entwickelten, verzweigten Fadenfeder ausgestattet, zeigen doch die meisten noch die basalen Dunenbüschel. Am 35. Tag ist die Dunenbasis nur noch bei den Fadenfedern der Ventral-, Becken- und Handzone zu treffen. In den übrigen Zentren stehen sie in der 1-5 Zahl, von den basalen Büscheln befreit, auf den Follikelrändern der Federn 1. Folge.

Auch auf der Rückenmittelfläche, d. h. also in der Zone der retardierten Entwicklung der 1. Federfolge sind die Fadenfedern voll entwickelt. Nach Ablauf der 6. Woche endlich finden wir mit wenigen Ausnahmen auf allen Hautflächen freie Fadenfedern mit deutlicher Endverzweigung, aber ohne Basalbüschel.

Aus diesen Beobachtungen am lebenden Tier ergibt sich also mit voller Sicherheit, das die drei Federfolgen auch postembryonal in gleichen Zahlenverhältnissen nachweisbar sind und dass nicht nur die endgültigen Konturfedern (Pennae), sondern auch die endgültigen Dunen (Plumae) und Fadenfedern (Filoplumae) embryonal bestimmte Vorläufer besitzen (Praeplumae resp. „Praefiloplumae").

C. Die Postembryonalpterylose von Fulica atra L.

Während wir uns bei der Darstellung der Embryonalpterylose von *Fulica* auf keinerlei frühere Arbeiten über diese Gattung beziehen konnten, sind für das Nestlingskleid auf postembryonalen Stadien zahlreiche Literaturangaben zu finden. Es ist dieses Nestlingskleid sogar übertriebenerweise als ganz besonders abweichend vom Normaltypus, wie wir ihn für die bisherigen Formen dargestellt haben, bezeichnet worden. So gibt z. B. Stresemann (1927-1934) folgendes an: „Es sind nun keineswegs stets die dunig umgewandelten Spitzen der Konturfedern (die „Praepennae"), welche den ersten Wärmeschutz zu bewirken haben, sondern vielfach die durch einen Dunenschaft abgesetzten Spitzen der Pelzdunen (die „Praeplumae"). Bei den Ralli erscheint zunächst ein schwarzes, wolliges Pelzdunenkleid, das auch die Federraine bedeckt, und zwischen diesen Elementen brechen dann nach längerer Zeit (bei *Crex* nach 15 Tagen) die Konturfedern hervor, deren Spitze in keiner Weise modifiziert ist » (p. 300 f.).

Dagegen ist, wie sich aus den nachfolgenden Beobachtungen ergeben wird, einzuwenden, dass sowohl für *Crex* als auch für *Fulica* die näher untersucht wurden, der allererste Wärmeschutz durchaus von den Praepennae ausgeht. Es entsteht später allerdings ein Pelzdunenkleid, das für kurze Zeit sogar die Praepennae überdeckt: es handelt sich dabei aber bereits um die eigentlichen Plumae des Jugendgefieders (die Praeplumae sind ja embryonal

eingewachsen); zwischen diesen werden dann die vorher schon vorhandenen Praepennae durch das Auswachsen der endgültigen Konturfedern hervorgehoben. Die Spitzen der Konturfedern sind also auch bei den Rallen (zum mindesten bei *Crex* und *Fulica*) durchaus modifiziert (s. Taf. 3, Fig. 17 und Fig. 32). Es lässt sich das

Fig. 32. — Postembryonalpterylose von *Fulica atra* L.

a) Schwanzneoptil, 38. Postembryonaltag.
b) Neoptil einer Armschwinge, 27. Postembryonaltag.
c) Brust-Konturfeder mit aufsitzenden Neoptilresten, 27. Postembryonaltag.

durch genauere Untersuchung für sämtliche Konturfedern deutlich nachweisen. Dieser Irrtum scheint für *Crex* auf eine ungenaue Angabe Heinroths zurückzugehen, der mit 15 Tagen von einem Hervorbrechen der Konturfedern z w i s c h e n den Neoptilen spricht. Danach möchte ich auch die zweite Angabe Stresemanns,

dass „*Rallus* ein schwarzes dichtes Dunenkleid hat, zwischen dessen Elementen die bleibenden Federn sprossen" stark bezweifeln.

Diese ungenauen Angaben können allerdings bei Rallen mit Leichtigkeit unterlaufen, da man bei nur oberflächlicher Betrachtung in dem sehr dichten Federkleid rasch einer Täuschung unterliegt. Der Übergang Neoptil-Konturfeder ist ein ausserordentlich lockerer und daher nur schlecht abgrenzbar; zudem öffnen sich die Konturfederkeime sehr frühzeitig in lockerer Weise schon kurz nach dem Austreten aus der Haut, sodass sie vorerst mit Dunen verwechselt werden könnten. Die richtige Kontinuität der einzelnen Federfolgen lässt sich daher nur beurteilen, wenn am gleichen Tier während der ganzen Postembryonalzeit in regelmässigen kurzen Zeitabständen die Entwicklung der Federn verfolgt wird. Es wurde das im vorliegenden Fall für *Fulica* durchgeführt und gleichzeitig die Entwicklungsstadien der Federn mit Binokularvergrösserung am lebenden Tier verfolgt.

Das bedingte allerdings die nicht gerade leichte Aufzucht mehrerer Einzeltiere und deren regelmässige Kontrolle, wodurch es möglich wurde, die genannten irrtümlichen Angaben zu widerlegen. Es ergibt sich daraus die Unmöglichkeit (wenigstens für Rallen), an einem willkürlich aus der Entwicklung herausgegriffenen Einzelstadium ganze Federkontinuitäten abzuleiten.

Die Einzeltatsachen sollen im folgenden wieder für die drei Federfolgen getrennt zusammengestellt werden.

1. *Entwicklung der 1. Federfolge.*

Bis zum 3. Postembryonaltag sind die Neoptile eröffnet; eine Ausnahme von dieser Regel machen einzig die mit goldgelben oder roten Federscheiden ausgestatteten Kopf-, Rücken- und Flügeldunen (s. Fig. 32), die z. T. erst viel später (bis zu 4 Wochen) aufbrechen und die Dunenrami noch lange an ihrer Spitze zusammenhalten. Das weiche, dunkle Dunengefieder stellt bis zum 10. Tag den einzigen Wärmeschutz des jungen Vogels dar. Wohl wachsen diese Neoptile auch postembryonal noch weiter, das Hervorbrechen der eigentlichen Konturfedern ist aber bei *Fulica* stark verzögert und setzt erst gegen Ende der 2. Woche ein. Das Flächenwachstum der Haut geht aber gleichmässig weiter, sodass die Neoptile (vor allem der Rückenfläche) immer weiter auseinanderrücken und mit

ihrer noch immer gleichen Zahl nur eine lockere Bedeckung der Rückenfläche ermöglichen (vergl. zu diesem Zeitpunkt 2. Federfolge). Im Laufe der 3. Woche treten die endgültigen Konturfederkeime in allen Federbezirken mit Ausnahme der Kopfpartie unter den Neoptilen und mit diesen in engem Zusammenhang stehend (im Gegensatz zu STRESEMANN) aus der Haut hervor (s. Fig. 32). Besonders stark ist dieses Wachstum auf der Rücken-, Ventral- und Schulterfläche (bis 2 cm), während die Flügelfedern nur sehr langsam aus der Haut hervorbrechen (15. Tag Handschwingen: 2 mm), sodass die Flügel im Vergleich zur Rumpf- und Beingrösse stark zurückbleiben (bis zur 4.-5. Woche) (s. Taf. 3, Fig. 17). Auf der Kopfoberseite sind von der 1. Federfolge erst die schwarzen, unverästelten, borstenförmigen Federn in sehr dünner Verteilung vorhanden. Die Schwanzneoptile sind durch sehr lange, ungegliederte Zwischenstücke mit den nachfolgenden Konturfedern verbunden (s. Fig. 32). Bis zum Abschluss der 5. Woche sind alle diese Konturfedern beträchtlich gewachsen (Handschwingen: 4 cm, Schulterfedern: 7 cm). Überall aber tragen sie noch die Neoptilreste in stark aufgefaserter Anordnung an ihrer Spitze (s. Fig. 32). Die roten Kölbchenfedern sind bis auf geringfügige Reste verschwunden.

Die Zahl der Federelemente 1. Folge hat sich bis jetzt höchstens im Gebiet der Kopfoberfläche vermehrt, ist aber in den übrigen Hautbezirken gleich geblieben. Die Verdichtung des Federkleides beruht auf der sehr starken basalen Verbreiterung dieser Federn und der Entfaltung der 2. Federfolge (Plumae).

Erst mit 50 Tagen erfolgt eine weitere Verdichtung des Federkleides durch Einlagerung ganz neuer Konturfedern (Ventralfläche, Rücken, Halsunterseite) in mehreren Reihen, die nun selbstverständlich keine dunigen Vorläufer zeigen. Bis zum 65. Tag (Datum des Maximalgewichtes und der Erlangung der Flugfähigkeit) haben die meisten dieser neuen Konturfedern fast die Länge der ersten Konturfedern (mit Vorläufern) erreicht und beide Sorten setzen ziemlich gleichzeitig mit dem Wachstum aus. In diesem Zeitpunkt ist nun natürlich die Zahl der Konturfedern beträchtlich grösser als auf den Embryonalstadien. Damit ist das Jugendgefieder fertig ausgebildet, wenn auch das Wachstum des Zwischengefieders sich noch weiter verfolgen lässt.

2. *Entwicklung der 2. Federfolge.*

Auf den späten Embryonalstadien wurde auf die weitgehende Reduktion der Praeplumae hingewiesen. Diese ausführlich dargestellte Reduktion hat zur Folge, dass die Plumae postembryonal ohne eigentliche Vorläufer aus der Haut hervorbrechen. Einzig die embryonal nicht reduzierten Anlagen sind auch postembryonal mit solchen Vorläufern ausgestattet (z. B. Rückenmittelrain, Schenkelzone). Das erste Auftreten der embryonal reduzierten, also mit Plumae zu bezeichnenden Federn erfolgt kurz nach Abschluss der 1. Postembryonalwoche und zwar im Rückenzentrum und Oberhalsgebiet. Dort lassen sich mit 10 Tagen zahlreiche, kurze, schwarze, schräg in der Haut liegende Stäbchen beobachten, die auch auf dem Flügel, in der Beckenzone und auf der Ventralfläche bis zum 14. Tag sich öffnen und stark auswachsen. In der Rückenzone zeigt sich ein derart beschleunigtes Wachstum dieser Plumae, dass sie sogar den gleichzeitig viel langsamer wachsenden Konturfedern mit aufsitzenden Neoptilen an Länge zeitweise gleichkommen, die Federlücken der 1. Federfolge weitgehend ausfüllen und so das dichte Pelzdunenkleid dieses Entwicklungsstadiums ergeben (s. Taf. 3, Fig. 17). Diese Pelzdunen aber als Praeplumae zu bezeichnen (s. STRESEMANN) scheint mir nicht gerechtfertigt; es sind vielmehr die Plumae des Jugendgefieders, und sie entsprechen durchaus den für die Lariden oder *Vanellus* angegebenen Pluma-Bildungen.

Nach der 4. Woche ist dieses Zwischenstadium überwunden, die definitiven Konturfedern sind in ihre Hauptwachstumsphase eingetreten und überwachsen nun diese Plumae bei weitem. Die Dunen des Jugendgefieders sind zu grossen, dunkelgrauen Büscheln geworden, die auch auf der Kopfoberfläche zwischen den Konturfedern eine dichte Lagerung zeigen. Das spätere postembryonale Verhalten dieser Plumae wurde nicht weiter verfolgt. Es scheint, dass auch im Alter von 3 Monaten noch die gleiche Besetzung mit Plumae anzutreffen ist; doch konnte das nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge.*

Für die Darstellung der Fadenfeder-Entwicklung können wir uns kurz fassen. Die frühesten Follikel-Vorwölbungen wurden mit ca. 3 Wochen im Schultergebiet getroffen.

Die Entwicklung läuft entsprechend ab wie bei den Lariden, d. h. es findet ebenfalls vorerst eine dunige Auffaserung statt, die basalen Dunenrami fallen später ab, und die schwarze oder auch farblose Fadenfeder bleibt allein bestehen. Dieses Endstadium zeigt insofern eine gewisse Verschiedenheit von denjenigen der Lariden, als die Fadenfeder oft am Ende in 2-3 Hauptäste mit Nebenästen verzweigt sein kann. Im Kopfgebiet ragen diese Fadenfedern z. T. bis zu einem Zentimeter über die Konturfedern hinaus, sodass sie sogar farbbestimmend werden können (vor allem auf der Schnabelunterseite).

D. Die Postembryonalpterylose der Laridae.

Ein reichliches Beobachtungsmaterial, das aus zahlreichen Aufzuchten im Laboratorium gewonnen werden konnte, erlaubt es uns, auch für die beiden Laridae (*Larus ridibundus* L. und *Sterna hirundo* L.), deren Embryonalpterylose ausführlich geschildert wurde, die entsprechenden Angaben über die postembryonale Federbildung zu machen. Ähnlich wie bei *Vanellus* wollen wir aber auch in diesem Falle nur einige ausgewählte Probleme behandeln:

1. Es sollem die verschiedenen adulten Federformen auf ihre embryonalen Vorstufen zurückgeführt werden.
2. Die Reduktionserscheinungen der 2. Federfolge, die schon embryonal (besonders bei *Sterna*) festgestellt wurden, müssen in ihren Auswirkungen auf die postembryonale Federbildung untersucht werden.
3. Die Zahl der embryonal angelegten Federn soll mit derjenigen der Postembryonalperiode verglichen werden.

Die Beobachtungen werden im folgenden für *Larus* und *Sterna* gemeinsam angegeben und zwar in Form eines Vergleiches, der für die 3 Federfolgen getrennt durchgeführt werden mag:

1. *Entwicklung der 1. Federfolge.*

Zunächst erweist sich für die beiden Lariden, ähnlich wie für *Vanellus*, die Vermutung als richtig, wonach die embryonalen und postembryonalen Anlagenzahlen, soweit feststellbar, übereinstim-

men. In beiden Fällen wird dieses bestimmte Zahlenverhältnis, für die einzelnen Zentren etwas verschieden, zwischen dem 10. und 13. Bruttag festgelegt. Die definitiven Konturfedern treten demnach an den gleichen Stellen der Haut hervor wie ihre embryonalen Vorläufer.

Die Neoptile brechen bei beiden Gattungen schon am 1.-2. Postembryonaltag grösstenteils aus den Federscheiden hervor und ergeben das bekannte weiche Dunenkleid (s. Taf. 3, Fig. 19, 20).

Am 3.-4. Postembryonaltag lassen sich auch bereits die ersten definitiven Federkeime nachweisen (Hand, Arm, Schulter), die allerdings noch vollständig von den Neoptilen überdeckt bleiben und erst im Laufe der nächsten Tage aus dem Dunenkleid heraustreten (s. Taf. 3, Fig. 19). Dabei zeigt sich ein Unterschied zwischen *Larus* und *Sterna*, indem bei *Sterna* ein rascheres Wachstum der definitiven Schwungfedern zu beobachten ist (z. B. am 10. Tag:

Handschwingen *Larus* = 8 mm, geschlossen
Sterna = 20 mm, 5 mm entfaltet.)

Bis zum 11. Tag nach Schlüpfen finden sich bei beiden Formen in allen Hautbezirken mit Ausnahme der Kopfpartie die Keime der Pennae. Das hat zur Folge, dass ungefähr vom 13. Tag an das Zeichnungsmuster verwischt, wobei wiederum die Kopfregion und z. T. noch die Rückenpartie in ihrem Verhalten abweicht und sich nach wie vor durch klares Nestlings-Muster auszeichnet. Gleichzeitig mit dem Auswachsen der definitiven Federkeime lockern sich die Neoptile immer mehr auf.

In den übrigen Körperzonen fallen die Neoptile auch oft als ganzes in diesem Zeitpunkt schon ab und lassen die definitiven Pennae in Erscheinung treten. Das Wachstum der Schwungfedern setzt vor allem bei *Sterna* besonders stark ein und ermöglicht bei guter Aufzucht bis zum Abschluss der 3. Postembryonalwoche die Erlangung der Flugfähigkeit, die zeitlich zusammenfällt mit dem Auftreten des maximalen Körpergewichtes des Tieres. Zu diesem Zeitpunkt sitzen noch zahlreiche Neoptile auf den Pennae; die Kopfzeichnung ist, wenn auch stark verwischt, noch erkennbar, denn hier treten die endgültigen Federkeime erst in ihre Hauptwachstumsphase ein. Auch die übrigen Körperfedern und vor allem die Schwungfedern wachsen noch weiter und erreichen ihr Maximum (ca. 18 cm : 3. Handschwinge) im Durchschnitt erst

um den 34.-37. Tag, bei einzelnen Exemplaren sogar noch später. Dann sind auch die letzten Neoptilreste im allgemeinen abgefallen, die schwarze Kopfkappe ist vorhanden und damit eigentlich das Jugendfieder fertig ausgebildet.

Für *Larus* geht die Entwicklung weniger rasch vor sich. Die Flugfähigkeit wird erst mit ca. 5 Wochen erreicht (vergl. auch Heinroth, Noll).

Mit 3 Wochen ist noch die Hauptfläche des Körpers mit Neoptilen besetzt, Kopf- und Rückenzeichnung sind noch erhalten. Erst mit 25 Tagen zeigen sich grössere Lücken in der Neoptilbesetzung von Kopf und Rücken. Mit ca. 27 Tagen wird im Durchschnitt das Höchstgewicht erreicht. Zu dieser Zeit entsteht ein auffälliger, weisser Federring um das Auge herum, und die Dunen beschränken sich auf die Hinterkopf- und Rückenfläche.

Noch immer wachsen die meisten Pennae weiter, die Schwungfedern erreichen ihr Maximalmass erst mit 45 Tagen (ca. 20 cm), womit auch gleichzeitig das Jugendgefieder voll ausgebildet und die letzten Neoptilreste abgefallen sind.

2. *Entwicklung der 2. Federfolge.*

Für die Entwicklung der 2. Folge werden wir andere Verhältnisse erwarten müssen für Anlagen mit embryonaler Reduktion als für Anlagen ohne embryonale Reduktion.

Für die letzteren, die bei *Larus* nach unseren früheren Angaben häufiger zu treffen sind, während sie bei *Sterna* auf das Schenkelzentrum beschränkt bleiben, ist eine absolut typische Postembryonalentwicklung festzustellen, in ähnlicher Art, wie wir sie bei *Vanellus* gefunden haben.

Bei *Sterna* sind z. B. die geöffneten Praeplumae am 9. Postembryonaltag (s. Fig. 33) im Schenkelzentrum bereits von den endgültigen Plumae aus der Haut emporgehoben worden, und noch am 18. Tag können ähnliche Federgebilde aus dem Schenkelzentrum in grosser Zahl gewonnen werden. Bis zum 30. Tag fallen die sämtlichen Praeplumae ab.

Bei *Larus* zeigen ebenfalls die nicht reduzierten Anlagen eine typische Entwicklung. Ähnlich wie die Praepennae öffnen sich auch die Praeplumae innerhalb der beiden ersten Tage nach Schlüpfen; sie erreichen allerdings nur selten die Länge der Neoptile selbst. Unter diesen Praeplumae stossen die definitiven Plumae

bis ca. zum 7. Tag aus der Haut hervor und schieben die Praeplumae vor sich her, sodass dadurch auffällige Doppelbildungen entstehen (s. Taf. 3, Fig. 22 und Fig. 34, 1-3).

Durch das fortschreitende Wachstum dieser Plumae werden die Praeplumae immer mehr von den übrigen Dunenrami losgetrennt (s. Fig. 34, 2) und schliesslich abgeworfen.

Von diesem typischen Wechsel zwischen Praepluma und Pluma unterscheidet sich sehr scharf die Nachfolge der reduzierten Praeplumae, wie sie für die meisten Hautbezirke von *Sterna* (Ausnahme: Schenkelzentrum) und für einige Anlagenzentren von *Larus* angegeben werden muss.

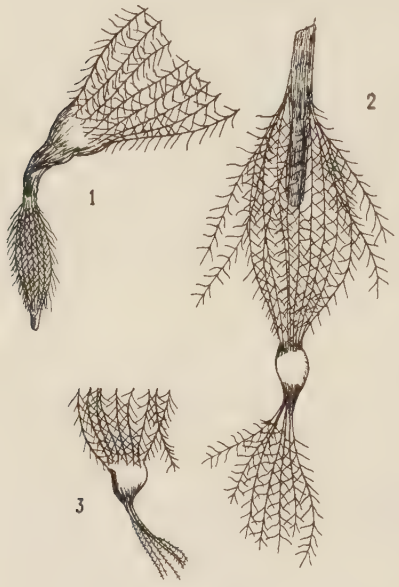


Fig. 33. — Postembryonalpterylose von *Sterna hirundo* L.

Entwicklung der 2. Federfolge: Schenkelzone, 9. Postembryonaltag, Plumae mit Praeplumae.

Für diese reduzierten Anlagen lässt sich, infolge ihres embryonalen Einwachsens, in den ersten Tagen nach Schlüpfen keine Spur nachweisen. Erst am 5. Tag beobachtet man bei *Sterna* auf der Handfläche, in der Bauch- und Rückenregion winzige Höcker von ähnlicher Ausbildung wie sie embryonale Federanlagen zeigen. Im Laufe der nächsten Tage treten die gleichen Bildungen auch in den übrigen Hautbezirken in Erscheinung; immer aber fehlen irgendwelche Vorläufer. Bis zum 8. Tag sind sie meist entfaltet, wobei sich aber sehr oft beobachten lässt, dass die Spitzen der Dunenrami dieser Plumae durch eine kompakte Hornmasse zusammengehalten werden (s. Fig. 35, 1), eine Bildung, die sich vielleicht als letzter Rest der embryonal vorhandenen und eingewachsenen Praepluma-Substanz erweist, deren Herkunft sich aber aus unseren Praeparaten nicht sicher feststellen lässt. Bis zum Abschluss der 2. Woche sind die Plumae in den meisten Gebieten geöffnet und bilden nun einen dichten Dunenpelz zwischen den Konturfederkeimen (s. Taf. 3,

Fig. 21). Ihr Wachstum schreitet weiter bis zur 5. Woche und setzt dann aus.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse für reduzierte Anlagen der

Fig. 34. — Postembryonalpterylose von *Larus ridibundus* L.
Die Entwicklung der 3 Federfolgen.

1. 2. Folge, 1. Postembryonaltag.
2. 2. Folge, 11. Postembryonaltag.
3. 2. Folge, 12. Postembryonaltag.
4. Die 3 Federfolgen am 12. Postembryonaltag, Flügel.
5. 1. und 2. Folge am 12. Postembryonaltag, Handfläche.
6. Die 3 Federfolgen am 12. Postembryonaltag im Brustzentrum.
7. Fadenfeder, 29. Postembryonaltag, Rückenfläche.

2. Folge bei *Larus*. Die einzelnen Plumae sind bloss durchschnittlich etwas grösser und in einzelnen Hautpartien dichter gelagert (Brustzentrum).

In beiden Fällen entspricht aber die Zahl und Lage der scheinbar neu auftretenden Plumae durchaus der Zahl und Lage der embryonal eingewachsenen Praeplumae, und es spricht nichts gegen die Annahme, dass sie alle aus den gleichen Follikeln der eingewachsenen Praeplumae herauswachsen, insbesondere wenn man das Auftreten der eigentümlichen Pfropfenbildungen (s. Fig. 35, 1) berücksichtigt.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge.*

Die Entwicklung der 3. Federfolge gestaltet sich für die Lariden in den Hauptzügen ähnlich wie für *Vanellus*. Der Einwachsprozess in den späten Embryonalphasen führt auch in dieser Gruppe zu einem späten postembryonalen Wiederauswachsen.

Erst am 9. Tag treten die frühesten, schwachen Vorstülpungen der Follikelwandungen auf dem Flügel und im Schulterzentrum erneut hervor (s. Fig. 34, 4 und 35, 2). Es lässt sich aber an Hand von mikroskopischen Praeparaten nachweisen, dass die Anlagen im Innern des Follikels schon am Anfang der Postembryonalperiode bereit liegen, sodass auch hier der Zusammenhang mit den Embryonalstadien nachgewiesen werden kann.

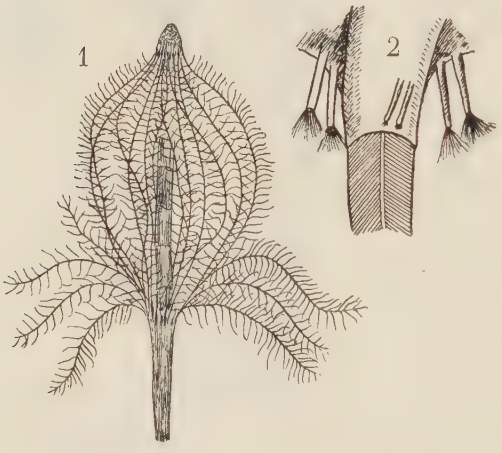


Fig. 35.
Postembryonalpterylose von *Sterna hirundo* L.
Entwicklung der 2. Federfolge:
1. Schulterzone, 9. Postembryonaltag, Pluma ohne Praepluma.
2. Handfläche, 10. Postembryonaltag.

Die Papillen sind noch geschlossen und liegen grösstenteils flach der Follikelwand an (s. Fig. 35, 2). Bis zum Ende der 2. Woche sind sie stark ausgewachsen und auch meist entfaltet, wobei eine entsprechende Dunenbasis frei wird, wie wir sie schon bei *Gallus* und *Vanellus* gefunden haben; ihr Ausmass ist allerdings beträchtlich geringer als bei den eben genannten Formen.

Die Zahlenverhältnisse der Anlagen der 3. Folge stimmen weitgehend mit denjenigen der Embryonalstadien überein.

Am Ende der 3. Woche sind in den meisten Hautbezirken neben immer noch geschlossenen Anlagen der 3. Folge auch voll entfaltete Fadenfedern als Vertreter der weiter entwickelten 3. Folge nachweisbar. Ihre Basalbüschel sind noch erhalten.

Mit 28 Tagen dagegen sind die basalen Büschel nur noch spärlich vertreten (s. Fig. 34, 7), bei den meisten Fadenfedern aber abgefallen. Die stärkste Entwicklung zeigt sich im Schulterzentrum, die Länge der Fadenfedern erreicht dort bis zu 2 cm *(Larus)*, in der Kopfregion entspricht sie der Länge der dort vorhandenen Konturfedern *(Sterna)*.

Nach Ablauf der 5. Woche sind diese Fadenfedern auf der Flügelfläche weitgehend reduziert an Zahl, eine Tatsache, die wohl durch die starken Flügelbewegungen in dieser Zeit erklärt werden mag; denn in den übrigen Hautbezirken, vor allem im Rückengebiet sind sie noch unverändert anzutreffen. Das mag wohl auch der Grund gewesen sein zu der ungenauen Angabe de Meijère's (1895), der für *Sterna* (adult) nur für die Spinalflur solche Fadenfedern angibt. Noch mit 66 Tagen nach Schlüpfen konnten wir aber bei zahlreichen Handschwingen und erst recht in allen übrigen Partien der federbedeckten Haut Fadenfedern in sehr starker Ausbildung antreffen.

* * *

Die Lariden zeigen nach diesen angegebenen Beobachtungen in der Succession der 3 Federfolgen keine prinzipiellen Abweichungen von den Verhältnissen, die wir bei *Vanellus* finden. Die Ausbildung der Plumae ist verschieden für Federindividuen mit embryonaler Reduktion gegenüber solchen ohne diese Reduktion. Die Fadenfedern zeigen eine für diese Folge typische Entwicklung.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Die im vorangegangenen Hauptteil gegebene, ausführliche Darstellung der Embryonalpterylosen einiger Alectoromorphen verfolgt in erster Linie das Ziel, Tatsachenmaterial zusammenzutragen, das in den bisherigen Arbeiten, die sich mit ähnlichen Fragen beschäftigten, nicht in genügendem Masse zu finden ist. Entweder handelt es sich dabei um Arbeiten, die sich bloss um ein Teilproblem der ganzen Federausbildung kümmerten, oder es waren solche, die sich hauptsächlich mit der Frage der phylogenetischen Ableitung der Feder von der Reptilienschuppe befassten, wobei man sich vor allem der histologischen Methode bediente. In diese Kategorie von Arbeiten sind alle jene einzureihen, die sich mit der Entstehung und Ausbildung der Einzelfeder beschäftigten (Davies, Klee, Kerbert, Maurer, Pernitza, Schaub, Studer, Wohlauer, etc.). In diesen klassischen Arbeiten über Federbildung finden sich selbstverständlich auch immer zahlreiche Angaben über die Verteilung der ersten Anlagen auf der Haut des Embryos; es werden aber keine besonderen Schlüsse aus diesen Beobachtungen gezogen, sondern diese Hinweise dienen nur der Orientierung. Es kann sich daher für uns nicht darum handeln, nach diesen sehr zahlreichen Arbeiten alle bisherigen Mitteilungen über embryonale Pterylosen zusammenzustellen. Hingegen müssen wir auf einige z. T. neuere Angaben hinweisen, die aus ganz anderen Problemstellungen heraus solche Embryonalpterylosen etwas ausführlicher dargestellt haben.

N. Nassonow (1895) gibt eine kurze Darstellung (nur wenige Stadien) der Embryonalpterylose des Strausses, in der er aber von den frühesten Stadien an die Rain- und Flurenbezeichnungen der adulten Pterylose zur Nomenklatur heranzieht.

E. Wohlauer (1901) schildert die Entwicklung des Embryonalgefieders und dessen Anordnung bei *Eudyptes chrysocome*, wobei er feststellt, dass eine vollkommen gleichmässige Bedeckung des Pinguinembryos mit Anlagen (nur Bauchmittelrain vorhanden) vorliegt. Die Befiederung der Pinguine soll danach nur aus Kon-

turfedern bestehen. Der Autor sieht im Erstlingsgefieder ein Bild der Urbefiederung, während die definitiven Federn (Konturfedern) eine sekundäre Anpassung darstellen sollen.

A. Lamont (1925) gibt in der Beschreibung des Embryonalgefieders der Ente eine erste ausführliche Darstellung der 3. Federfolgen, die als Praepennae, Praeplumulae und Filoplumae bezeichnet werden, ohne dass allerdings besonderer Wert auf die Darstellung der Ausbreitungsverhältnisse gelegt wird. Wir haben es bei der Ente mit einem Fall zu tun, bei dem die 1. und 2. Folge bis zum Schlüpfen gleiche Länge erreichen. Aus den Angaben könnte sogar auf das Vorhandensein von 2. Folge *a* und *b* geschlossen werden. Diese zwar kurzen, aber recht genauen Angaben stellen die erste Behandlung einer embryonalen Pterylose nach derjenigen Methode dar, die wir in der vorliegenden Arbeit konsequent verwendet haben, wobei Lamont allerdings rein beschreibend das Vorhandensein von 3 verschiedenen Anlagentypen feststellt. Eine Zusammenfassung der Einzelfedern zu Federfolgen wird nicht durchgeführt.

C. W. Parsons (1934) macht einige kurze Angaben über die Pterylose von *Aptenodytes forsteri* und von *Pygoscelis adéliae.*

A. Holmes (1935), deren Arbeit über die embryonalen Symmetrieverhältnisse wir noch ausführlicher berücksichtigen werden, gibt eine Beschreibung der Embryonalpterylose von *Gallus* auf den frühesten Stadien, um die Symmetriezentren der Federbezirke festzulegen. Ihre Angaben beziehen sich nur auf die 1. Federfolge, geben also kein vollständiges Bild der embryonalen Pterylose.

H. Steiner (1936) beschreibt die Anlagenverteilung bei einem Emu-Embryo, vor allem im Schwanzzentrum.

E. Goessler (1937) gibt eine interessante Übersicht über das Auftreten von Wirbelbildungen der Federanordnung bei erwachsenen Vögeln. Sie geht nur mit einer ganz kurzen Bemerkung auf die embryonale Entstehung dieser Wirbelbildungen ein. Gerade bei derartig spezialisierten Anordnungsverhältnissen scheint mir eine Berücksichtigung ihrer embryonalen Bildungsweisen sehr nötig und aufschlussreich zu sein.

Allen diesen Arbeiten ist die eine Eigenschaft gemeinsam, dass sie sich entweder mit der blossen Beschreibung der Verteilungsverhältnisse auf einzelnen wenigen Stadien begnügen, oder

dass sie andererseits die embryonalen Verhältnisse viel zu frühzeitig denjenigen des adulten Federkleides gleichsetzen, wodurch die wichtigen embryonalen Veränderungen der Anlagenverteilung nicht zur Darstellung gelangen können.

Der erste Versuch, die ganze Anlagenverteilung als eine bewegliche, nicht schon in frühen Embryonalstadien als Endzustand aufzufassende Erscheinung zu werten, wurde in unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) über die embryonale Entwicklung des Gefieders bei *Podiceps cristatus* durchgeführt. Dort wurden auch die Begriffe der Anlagenzentren und -felder eingeführt, die wir in den vorliegenden Einzeldarstellungen konsequent benützt haben. Es ist wohl von einigem Interesse, die Ergebnisse dieser Auffassung, vor allem auch soweit sie für die Auswertung in phylogenetischer Beziehung eventuell verwendet werden können, etwas ausführlicher zu besprechen. Gleichzeitig möchten wir auf die ebenfalls neu eingeführten Begriffe der 3 Federfolgen, d. h. auf deren Succession etwas näher eingehen.

A. Ausbreitungsgesetze in den Anlagenzentren und Succession der drei Federfolgen.

Schon in der oben erwähnten Arbeit über die Verhältnisse bei *Podiceps* wurden die beiden Begriffe des Anlagenzentrums und des Anlagenfeldes eingeführt. Den ersten definierten wir als bestimmten Federbildungsbezirk, der in der Entwicklung vorauseilt, während der zweite eine ausgedehnte Zone, in der sich die Federanlagen gleichmässig entwickeln, darstellen soll. Nun zeigt sich aus den Darlegungen unseres Hauptteils, dass mit dem Begriff Zentrum gleichzeitig noch weitere Tatsachen mitberücksichtigt werden können:

1. Ein solches Zentrum ist gleichzeitig eine Hautstelle, die im Mittelpunkt der Anlagen a u s b r e i t u n g liegt, von der — mit anderen Worten — die Anlagenneubildung peripher ausstrahlend fortschreitet und an die sich dementsprechend bis zu einem bestimmten Embryonalzeitpunkt stets neue Anlagenreihen anschliessen und so die Anlagenzahl vermehren.
2. Diese Ausbreitungsgesetze innerhalb eines bestimmten Zentrums beziehen sich nicht nur auf die erste Federfolge,

sondern auch — mit geringfügigen Veränderungen — auf die 2. und 3. Federfolge.

3. Das Zentrum ist zudem ein Hautbezirk, der den sämtlichen ihm untergeordneten Einzelanlagen sowohl nach Grösse und Lage, als auch nach ihrer morphologischen Ausgestaltung seinen Stempel aufdrückt.

4. Ein Anlagenzentrum ist ausserdem eine Hautzone von genau bestimmtem Symmetrietypus, der schon ausserordentlich früh embryonal festgelegt wird. Die Symmetrieachsen der Zentren sind, wie aus den Untersuchungen von A. Holmes (1935) hervorgeht, mit den ersten Anlagenreihen des Zentrums übereinstimmend.

Mit Hilfe dieser näheren Bestimmung des Zentrenbegriffes gelangen wir zur Ansicht, dass es sich bei einem solchen Zentrum um eine Einheit höherer Ordnung innerhalb der embryonalen Hautbezirke handelt, der als Einheiten kleineren Ausmasses die einzelnen Federanlagentypen untergeordnet sind.

Beim Anlagenfeld machen wir andererseits die Beobachtung, dass neben der Gleichartigkeit der Anlagenausbildung auch eine mehr oder weniger genaue Gleichzeitigkeit ihres Auftretens anzugeben ist.

Berücksichtigen wir diese Befunde, so muss es uns ohne weiteres als Selbstverständlichkeit erscheinen, dass es vollkommen sinnlos ist, die adulte Pterylose irgend eines Vogels direkt auf die frühen embryonalen Verhältnisse zurückführen zu wollen, zum mindesten, wenn die dazu verwendeten Embryonalstadien zeitlich vor den Abschluss dieser Ausbreitungsvorgänge zu liegen kommen. Man ist daher ebenso wenig berechtigt, die gleichen Bezeichnungen, die für die Pterylose des Erwachsenen gebraucht werden (Raine und Fluren), auch für die embryonalen Verhältnisse zu verwenden. Wir betrachten es als einen Vorteil, der unnötigen Verwechslungen vorbeugen kann, wenn wir in unseren speziellen Angaben die Bezeichnungen Zentren und Felder benützt haben.

Aus ähnlichen Erwägungen sah sich Schaub (1907) gezwungen, für die postembryonale Pterylose der Ardeidennestlinge neue Bezeichnungen einzuführen, die allerdings für die embryonalen Verhältnisse zu wenig zutreffend sind.

Mit dieser einen Ausnahme zeigten die meisten früheren Arbeiten

gerade diesen prinzipiellen Fehler, die adulte Pterylose auf beliebig ausgewählte Stadien des Embryonallebens zurückführen zu wollen. Das kommt einer Nichtbeachtung der „Bewegungsvorgänge", die sich im Zusammenhang mit der embryonalen Anlagenausbreitung abspielen, gleich. Ebensowenig war es bei einer derartigen Untersuchungsmethode möglich, die früheste Anlage der einzelnen Federbezirke als etwas besonderes, nicht direkt mit der adulten Pterylose vergleichbares, zu bewerten, da man zum vorn herein auf eben diese adulte Pterylose Bezug nahm. Vor allem in dieser Frühpterylose aber treten sehr beachtenswerte Tatsachen in Erscheinung, auf die wir bei den einzelnen Arten schon hingewiesen haben, die wir aber hier nochmals zusammenfassend auswerten wollen.

Die Galli, als Vertreter der 1. Ontogenesenstufe nach PORTMANN mit frühzeitig erreichter Flugfähigkeit, sind charakterisiert durch ein relativ frühes embryonales Auftreten der ersten Federanlagen, die sich verhältnismässig langsam über den Körper ausbreiten. Die einzelnen unterschiedenen Zentren treten nicht gleichzeitig, sondern nacheinander auf und benötigen für ihre Ausgestaltung längere Zeit als bei den höher entwickelten Formen. Es können (selbst für die Ventralfläche) nur Zentren der Anlagenverteilung unterschieden werden; Anlagenfelder sind keine zu treffen. Die meisten dieser Zentren zeigen einen einfachen, ungeteilten Ursprung (Scheitel und H.R.Z.) und eine ebenfalls einfache, geometrische Reihenanordnung, die sich (z.B. im H.R.Z.) erst auf späteren Embryonalstadien durch Neuentstehung eines „Dorsalmittelrains" verändert.

Vanellus, als Vertreter der Charadriidae und der 2. Ontogenesenstufe mit verzögerter Flugfähigkeit und dichtem Nestlingskleid zeigt in seiner Embryonalpterylose die Tendenz zu einer Aufspaltung der bei *Gallus* getroffenen Zentren in Teilzentren, oder zu gespaltener erster Anlage der Zentren überhaupt (H.R.Z. mit von Anfang an vorhandenem „Mittelrain", Scheitelzentrum) und zu einer teilweisen Abweichung von der regulär-geometrischen Anordnung der Anlagenreihen (Schwanzzentrum). Die Ausbildung eines Anlagen f e l d e s auf der Bauchfläche weicht vielleicht am stärksten von den Verhältnissen bei *Gallus* ab und scheint mit der Steigerung der Dunenbesetzung bei den Vertretern der 2. Ontogenesenstufe zusammenzuhängen. Im Gesamten zeigen also die

Vorgänge der Federbildung bei *Vanellus* das Bild einer Differenzierung und Spezialisierung der bei *Gallus* getroffenen Verhältnisse.

Eine weitere Spezialisierung der Pterylose gegenüber *Vanellus* finden wir bei den Lariden, bei denen wir (s. Vergleich *Larus-Sterna)* in Bezug auf die erste Federfolge vollkommen übereinstimmende Verhältnisse vorfinden. Die genannte Spezialisierung findet ihren Ausdruck vor allem in einer weiteren Aufspaltung zu Teilzentren im Scheitelzentrum.

Innerhalb dieser ausgewählten Vertreter der Alectoromorphen liesse sich also mit Leichtigkeit eine Reihe mit zunehmender Spezialisierung in der Entwicklung der Pterylose (1. Federfolge) von den Galli über die Charadriidae zu den Laridae aufstellen. Die entsprechende Linie wird sich auch bei der 2. Federfolge nachweisen lassen.

Etwas abseits von dieser Reihe möchten wir die Pterylose von *Fulica* einordnen. Wohl schliesst sie sich in mancher Beziehung eng an die Galli an (Einheitlichkeit der Rückenzentren, frühes Auftreten der Federanlagen überhaupt); andererseits aber dokumentiert sie durch die weitgehende Differenzierung der Anlagen der 1. Federfolge in schneller auswachsende und zurückbleibende eine Entwicklungsrichtung, die keinerlei Anklänge an die Galli–Limicolae–Lari-Reihe aufweist. Auch in der Ausgestaltung der auffälligen Kölbchenfedern innerhalb der 1. Folge zeigen sich ganz spezielle Vorgänge der Federbildung an, die wir nach Portmann als transitorische Bildungen bezeichnen können (vergl. Portmann, 1938).

Dieser Vergleich bezieht sich vorerst nur auf die erste Federfolge, auf die Praepennae, die in ihrer Gesamtheit innerhalb der embryonalen Federbildungsvorgänge eine Einheit darstellen. So mannigfaltig auch die zukünftigen Funktionen der nachfolgenden Federn sein mögen, innerhalb der embryonalen Wachstumsvorgänge verhalten sich ihre Anlagen einheitlich. Um diese Tatsache besonders hervorzuheben, führten wir den Begriff der Federfolge ein, nicht um zu den bereits vorhandenen Bezeichnungen von Praepenna, Neoptil, etc. noch eine neue für die Benennung der Einzelfeder hinzuzufügen, sondern um die Zusammengehörigkeit bestimmter Einzelanlagen zu einer Einheit höherer Ordnung, eben der Federfolge hervorzuheben. Dadurch wird auch eine Verwechs-

lungsmöglichkeit mit dem Begriff der Federgeneration ausgeschaltet, einem Ausdruck, der eine Gruppe von Federindividuen zusammenfasst, die von der nächstfolgenden durch einen Mauservorgang abgetrennt wird.

Mit ganz besonderem Nachdruck möchten wir bei dieser Gelegenheit gerade auch auf die grosse Gleichartigkeit und Konstanz im Verhalten dieser 1. Federfolge innerhalb der untersuchten Gruppen hinweisen, die kaum wesentlich beeinträchtigt wird durch die immerhin nur minimale, gesteigerte Spezialisierung innerhalb der angegebenen Reihe.

Für die 2. Federfolge lässt sich genau die gleiche Definition anführen wie für die 1. Auch hier handelt es sich um eine Folge von Federindividuen gleicher morphologischer Ausbildung, gleichen embryonalen Verhaltens und gleichen Schicksals, die sich über die Hautfläche des Embryos ausdehnt. Betrachten wir nun diese 2. Federfolge etwas eingehender und vergleichend bei den besprochenen Formen, so gelangen wir zur Feststellung, dass deren Ausbreitung über die embryonalen Hautbezirke ebenfalls zentrenmässig vor sich geht. Die Ausbreitungszentren sind z.T. in grossen Zügen dieselben wie diejenigen der 1. Federfolge; die Ausbreitung selbst läuft aber zeitlich beschleunigt ab, und die Ausbreitungsrichtung ist im Grossen und Ganzen (s. Fig. 24*c*) zu derjenigen der 1. Folge orthogonal verlaufend. Es bestätigt sich aus der ganzen Verteilung ihrer Anlagen, dass wir auch diese 2. Federfolge als Einheit zu bewerten haben. In der Ausgestaltung der Einzelbezirke allerdings zeigt sich innerhalb der untersuchten Formenreihe eine grössere Variabilität als bei der 1. Federfolge:

Die Galli beschränken die Ausbreitung der 2. Federfolge auf Flügel, Schwanz, Halsseite und Brustmitte und begünstigen damit in auffallender Weise diejenigen Körperbezirke, die einerseits schwache Bedeckung mit Praepennae (Raingebiete) oder andererseits einen Zusammenhang mit der frühen Flugfähigkeit der Galli aufweisen. Man gewinnt den Eindruck einer noch nicht vollständig durchgeführten Überdeckung der gesamten Federbezirke mit 2. Folge.

Bei *Vanellus* dagegen sind die sämtlichen Anlagenbezirke mit 2. Federfolge ausgestattet, wir finden sogar eine Maximalzahl von Anlagen, die durch eine doppelte Versorgung (2. Folge *a* und *b*) mit Anlagen erreicht wird.

Die Lariden zeigen wohl eine anfänglich vollständige Überdekkung der Zentren mit 2. Folge; diese Vollständigkeit wird aber bei *Larus* nur bei den grossen Hauptzentren (B.Z., H.R.Z., Schenkel etc.) und bei *Sterna* nur beim Schenkelzentrum bis zu einer Versorgung mit 2. Folge *a* und *b*, d.h. bis zur maximalen Besetzung von *Vanellus* gesteigert. In den übrigen Zentren setzt eine frühzeitige Reduktion der Anlagen ein, die bei *Sterna* bis zum fast vollständigen Einwachsen der 2. Folge führt. Die Lariden erweisen sich also gegenüber den Limicolen als spezialisiertere Formen, sowohl durch die Verhältnisse der 1. als auch vor allem der 2. Federfolge. Die Sterninae aber sind innerhalb der Laridae in dieser Spezialisierung besonders weit geschritten und — was auch aus zahlreichen anderen morphologischen und biologischen Tatsachen hervorgeht — höher evoluiert.

Die Rallen schliesslich zeigen in der Ausbildung ihrer 2. Federfolge einen mittleren Fall insofern, als die Verteilung ähnlich abläuft wie bei *Vanellus*, als aber auch hier schon Reduktionsvorgänge, in allerdings geringerem Masse als bei den Lariden, zu beobachten sind.

Aus diesem Vergleich lässt sich auch für die 2. Federfolge eine entsprechende, ordnende Reihe ableiten wie für die erste, die von den Galli über die Charadriidae zu den Lariden hinweist; unter den letzteren treten die Sterninae als die höher entwickelten hervor.

Diese Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse aus den Beobachtungen der 2. Folge zeigt nun ganz besonders deutlich eine sehr viel grössere Variabilität im embryonalen Verhalten dieser 2. Federfolge als wir sie bei der 1. Federfolge trafen (Galli: unvollständige Besetzung, *Vanellus:* volle Besetzung, Laridae und *Fulica:* Reduktion). Dies ist umso überraschender, als wir es bei den sämtlichen Vertretern dieser 2. Folge mit Vorläufern derselben Federart, der definitiven Plumae, zu tun haben (s. Postembryonalpterylosen). Eine Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Folge lässt sich nur für die Frühstadien ihres Auftretens nachweisen. Die Praeplumae können nämlich erst dann auftreten, wenn die Anlagen der 1. Folge eine bestimmte minimale Entwicklungsstufe erreicht haben. Dies geht speziell aus den Messungen bei den *Sterna*- und *Larus*-Embryonen deutlich hervor.

Diese Messungen dokumentieren eine Abhängigkeit des Erscheinens der 2. Folge von den Hautwachstumsverhältnissen in den

Anlagenzentren der 1. Folge. Aus den gegebenen Kurvendarstellungen der Längenänderung liesse sich für das einzelne Anlagenzentrum bei entsprechender Vereinfachung der Verhältnisse das untenstehende Schema ableiten (s. Fig. 36):

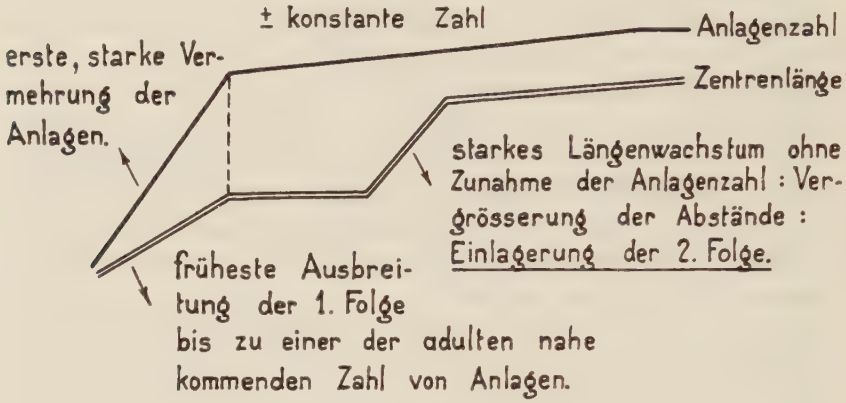


Fig. 36.

Eine erste starke Ausbreitung der Anlagen vermehrt in kurzer Zeit die Papillen der 1. Folge bis zu einer Zahl, die der endgültigen relativ nahe kommt. Für kurze Zeit tritt eine Abschwächung in der Zentrenvergrösserung ein, auf welche wieder ein rasches Ansteigen der Wachstumskurve folgt; die relative Ausbreitung des Zentrums über den Körper hinweg macht allerdings keine starken Fortschritte mehr (s. Anlagenzahl); hingegen vergrössern sich die Anlagenabstände, wodurch der nötige Raum für die Einlagerung der 2. Folge frei wird.

Diese Abhängigkeit der frühen Entwicklungsstadien der 2. Folge von der Entwicklungsstufe der 1. Folge ist aber, soweit feststellbar, die einzige. Im übrigen ist sowohl für die Ausgestaltung als auch für die Verteilung der Anlagen eine weitgehende Unabhängigkeit zu beobachten.

Dies steht in scharfem Gegensatz zur Entwicklung und Ausbreitung der 3. Federfolge, deren Vertreter durch die Untersuchungen der Postembryonalpterylosen als Vorläufer der Fadenfedern (Filoplumae) erkannt werden konnten.

Diese Fadenfedern, deren Gesamtheit wir als 3. Federfolge für die einzelnen Formen in ihrer äusseren Entwicklung ausführlich geschildert haben, sind schon im System der Pterylographie von

Nitzsch (1840) als eine wohl bei allen Vögeln vorkommende, mit den Konturfedern in enger Verbindung stehende Federart erwähnt.

De Meijère (1895) befasste sich ausführlich mit diesen Federn und versuchte, sie nach ihrer phylogenetischen Wertigkeit zu beurteilen. Er führte das aber auf Grund relativ weniger Beobachtungen durch, sodass seine Schlüsse nicht überzeugend sind. Er weist darauf hin, dass diese Federn mit den Konturfedern in Gruppen zusammen vorkommen, die er mit den Haargruppen bei Säugern vergleicht.

Eine grössere Arbeit von Fehringer (1912) bietet ein reiches Tatsachenmaterial aus den verschiedensten Vogelgruppen, das sich aber ganz auf den adulten Zustand beschränkt. Die Beobachtung der Anordnungs- und Symmetrieverhältnisse der Federn führt Fehringer zur Feststellung, dass ein weitgehender Zusammenhang besteht zwischen der Richtung einer Konturfeder und der Stellung der dazu gehörenden Fadenfedern, eine Tatsache, die wir mit unseren Beobachtungen aus der Embryonalperiode durchaus bestätigen können. In vorsichtiger Weise verzichtet Fehringer darauf, allzu weitgehende Schlüsse aus seinen Beobachtungen zu ziehen, da über die Entwicklungsgeschichte der Fadenfedern in der Literatur nichts zu finden sei und da andrerseits über den Wechsel dieser Federn noch nichts bekannt sei.

Ausser den genannten Literaturangaben finden sich keine zusammenfassenden Darstellungen über die Fadenfedern, und es scheint mir daher lohnend, unsere Angaben über die ontogenetische Entwicklung der Fadenfedern nach einigen Gesichtspunkten hin zusammenzufassen. Auch daraus werden sich noch keine bindenden Schlüsse für die morphologische und evolutive Bewertung dieser Federn ziehen lassen, da vor allem keine histologischen Angaben über ihre Entwicklung gemacht werden können. Es ergibt sich aber daraus zum mindesten ein Bild der äusseren morphologischen Entwicklung dieser Federart während der embryonalen und postembryonalen Periode.

Für die beschriebenen Formen stellen wir das erste Auftreten der Fadenfederanlagen (3. Folge) um die Mitte der Brutzeit (*Gallus:* 13. Bruttag, *Vanellus* und *Fulica:* 15. Tag, *Sterna:* 13. Tag und *Larus:* 15. Tag) in Form von schwachen Vorwölbungen des Follikelrandes der zugehörigen Konturfedern fest. Dadurch ist die Angabe de Meijère's, dass im Erstlingsgefieder noch

keine Spur von Fadenfedern aufzufinden sei, widerlegt. Die Ausbreitung über den Körper geht von ganz bestimmten Zentren (ähnlich wie bei den beiden anderen Federfolgen) aus.

Diese zentrenmässige Verteilung der Einzelanlagen lässt sich allerdings in den späten Embryonalphasen nicht immer bis zur vollständigen Ausbreitung über den ganzen Körper verfolgen, da diese 3. Folge z. T. schon wieder in den Follikel einwächst, bevor alle Federbezirke mit ihren Anlagen ausgestattet sind. Im Gegensatz zur 2. zeigt die 3. Federfolge in ihrer Entwicklung eine ganz besonders weitgehende Abhängigkeit von der 1. Folge. Wir konnten beobachten, dass der Zeitpunkt ihres embryonalen Auftretens von der morphologischen Ausgestaltung der Praepennae abhängig ist (Follikelwulstausbildung). Ihre Symmetrie- und Anordnungsverhältnisse (vergl. nächstes Kapitel) lassen sich in ihrer Festlegung sogar bis auf die frühesten Embryonalstadien der 1. Folge zurückführen und bleiben bis zum adulten Zustand ungefähr dieselben (vergl. für *Gallus* A. Holmes, 1935). Auch die Fadenfedern des adulten Federkleides stehen in einer auffällig engen Verbindung mit den zugehörigen Konturfedern und richten sich in ihrer Stellung peinlich genau nach der Stellung dieser Konturfedern (Fehringer, 1912).

Dazu kommt die grosse Einheitlichkeit ihrer Entwicklung bei allen untersuchten Formen, die durch die kleinen Verschiedenheiten in der Zeit ihres Auftretens und ihres Wiedereinwachsens in die Haut nicht eigentlich beeinträchtigt wird. Auch dieser Prozess des Einwachsens in die Haut ist schliesslich nur verständlich, wenn man diesen engen Zusammenhang der beiden Federfolgen berücksichtigt. Durch die Einsenkung der Follikel der 1. Folge gegen das Ende der Brutzeit werden auch die meisten Fadenfederanlagen eingesenkt und sind postembryonal erst von der 2. Woche an wieder sichtbar (s. ausführliche Darstellung bei *Vanellus*). Zu dieser Zeit wachsen sie aus den Konturfederfollikeln heraus und verschieben ihre eigenen Follikel zumeist auf den äussersten Rand derselben. Anschliessend öffnen sich ihre Federscheiden und lassen ein zunächst durchaus duniges Gebilde frei, das aber schon frühzeitig die eigentliche Fadenfeder mit ihrer Endverzweigung aus den basalen Dunenrami hervortreten lässt (vergl. vor allem *Gallus* postembryonal). In diesem Zustand erinnert diese Feder sehr viel eher an eine Dune als auf späteren

Stadien, eine Tatsache, die sicher in Zusammenhang steht mit der offenbaren Ausübung einer Wärmeschutzfunktion zu dieser entsprechenden Zeit (s. *Gallus*, p. 275). Dieser Zustand der Fadenfeder wird abgelöst durch einen nachfolgenden, bei welchem das basale Dunenbüschel nicht mehr festzustellen ist und der absolut der Form der endgültigen Fadenfeder entspricht, wie wir sie beim adulten Tier feststellen können.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung zur Entwicklung der 3. Folge, die sich ebenfalls als echte Federfolge, d. h. als Einheit erweist, ergibt sich vielleicht die Möglichkeit einer Anregung für künftige morphologische Deutungen dieser Federbildungen. Auf jeden Fall muss festgestellt werden, dass diese Fadenfedern genau wie die übrigen Federarten auch embryonal schon angedeutet sind, und dass zum Verständnis ihrer Bedeutung nicht allein der Endzustand betrachtet werden darf. Die mittlere Phase ihrer postembryonalen Entwicklung zeigt eine Ausgestaltung, die viel eher an eine Dune erinnert, als das bei einer adulten Fadenfeder der Fall ist, sodass wohl gerade diese Phase für die Wertung dieser Federgebilde die wichtigste ist.

Auf keinen Fall darf man, wie das DE MEIJÈRE an Hand seiner Beobachtungen am adulten Zustand getan hat, die Fadenfedern einfach schlechtweg als rudimentäre Bildungen bezeichnen; denn diese erwachsene Form der Fadenfeder gibt gar nicht das vollständige Bild aller in Betracht fallenden Komplikationen ihrer morphologischen Gestaltung.

Für die grundsätzliche Bewertung der drei Federfolgen ergeben sich aus den zusammengestellten Tatsachen nach unserer Auffassung die folgenden Hauptpunkte:

1. Allgemeine Konstanz (innerhalb der untersuchten Gruppen) der Verhältnisse der 1. Federfolge.
2. Zweite Federfolge: Grosse Variabilität und geringe Abhängigkeit von den beiden anderen Federfolgen.
3. Dritte Federfolge: allgemeine Konstanz der Verhältnisse, s t a r k e Abhängigkeit von der 1. Federfolge (erstes Auftreten, Symmetrie und Anordnung).

Diese Feststellungen erhalten ein besonderes Interesse im Zusammenhang mit dem Problem der phylogenetischen Ableitung der Vogelfeder von der Schuppe der Reptilien.

Die Ergebnisse unserer Darstellung der Embryogenese des Federkleides, die wir in einigen Hauptpunkten zusammenfassen konnten, sind vielleicht geeignet, einen neuen Hinweis in diesem Fragenkomplex zu bieten. Wir betonen aber ausdrücklich, dass wir uns streng auf die Darstellung der ontogenetischen Verhältnisse der untersuchten recenten Formen stützen und dass wir vorläufig erst eine Vermutung über eine entsprechende phylogenetische Ableitungsmöglichkeit äussern möchten. Es liegt uns vor allem fern, aus den Beobachtungen der einzelnen Embryonalserien die ontogenetischen Entwicklungsstufen des Federkleides als eine Wiederholung der phylogenetischen Entwicklung der Federn auffassen zu wollen. Wir sind uns dessen bewusst, dass wir in dieser Frage mit einer groben und direkten Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes nicht zu einem befriedigenden Resultat gelangen können, da wir es beim embryonalen und postembryonalen Federkleid in erster Linie mit einer transitorischen Bildung (im Sinne Portmanns) zu tun haben. Es kann daher auch nicht die Aufgabe der vorliegenden Zusammenfassung sein, eine Pterylose des „Urvogels" aus den Feststellungen über die Embryonalpterylose abzuleiten.

In der Frage der Umwandlung Schuppe-Feder stehen sich, soweit sie sich überhaupt positiv zu einer solchen Ableitung einstellen, zur Zeit vor allem zwei Ansichten gegenüber. Die eine sagt aus, dass die Vogelfeder einer g a n z e n Reptilienschuppe homolog sei, während die zweite Auffassung die Vogelfeder nur aus einem T e i l der Reptilienschuppe abzuleiten bestrebt ist. Diese letztere Ansicht ist vor allem von P. Blaszyk (1935) an Hand sehr genauer Untersuchungen der Schuppen- und Federverhältnisse im adulten Zustand verschiedener Vogelformen erst vor kurzem mit Nachdruck wieder vertreten worden. Er gelangt durch seine Beobachtungen dazu, für die Vogelhaut eine Bipotenz anzunehmen, die sich aus Faktoren für die Federbildung und aus Faktoren für die Schuppenbildung zusammensetzt, welch beide sich in eine feststehende Materialmenge zu teilen haben. Diese beiden Potenzen müssen in allen Hautpartien noch vorhanden sein und können bei Gelegenheit wieder in Erscheinung treten (distale Unterschenkelpartien zahlreicher Vögel). Mit dieser Festlegung lassen sich alle jene Fälle erklären, bei denen man auf Lauf- und anderen Schuppen, die mit Sicherheit als Einzel-

schuppen aufzufassen sind, Federrudimente beobachten kann. Aus der gleichen Festlegung muss Blaszyk aber andererseits durchaus folgerichtig die Unmöglichkeit der Umwandlung einer ganzen Schuppe in eine Feder ableiten, eine Umwandlung, die in den klassischen Ableitungen der Feder von der Schuppe oft vertreten wird. Es ist aber viel wahrscheinlicher, dass sich aus einer Feder-Schuppen-Einheit, wie wir nach den Feststellungen von Blaszyk die Hauteinheiten mit Feder- und Schuppenpotenzen nennen könnten, nicht nur eine Feder ableiten lässt, sondern dass man sich daraus mehrere, allerdings sehr eng zusammenhängende Federbildungen entstanden denken muss. Diese vorerst rein theoretische Forderung findet, wie mir scheint, in unseren Beobachtungen der embryonalen Verhältnisse des Federkleides eine starke Stütze.

Wie sich aus unserer ausführlichen Darstellung ergibt, lässt sich die embryonale Haut des Vogels unterteilen in Einheiten höherer Ordnung, die sog. Zentren der Federbildung. Diese Zentren sind gekennzeichnet durch genau festgelegte Symmetrieverhältnisse. Die Symmetrieachse jedes Zentrums entspricht der ersten Anlagenreihe der 1. Federfolge (A. Holmes, 1935). Diese scharf umschriebenen Zentren werden im Laufe der Embryonalentwicklung in bestimmter Reihenfolge mit den drei Federfolgen ausgestattet und zwar derart, dass sich diese Federfolgen in ihrer Ausbreitung und Verteilung den bereits festgelegten Symmetrieverhältnissen unterzuordnen haben. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit einer weiteren Unterteilung des Zentrums in Hautbezirke kleineren Ausmasses, die eine gesetzmässige Zahl und Lage einzelner Federn aus allen drei Federfolgen aufweisen. Wir führen für diese kleinsten Einheiten die Bezeichnung Federkomplex ein. Wir definieren sie als Hautbezirke, die als kleinste Federbildungseinheiten die folgenden Federanlagen umfassen (s. Fig. 37):

a) Eine Anlage (und nur eine) der 1. Federfolge;

b) Eine bis mehrere, zugehörige Anlagen der 3. Federfolge, die mit der Anlage der 1. Folge in sehr enger Verbindung stehen und sich den Symmetrieverhältnissen des entsprechenden Zentrums unterordnen;

c) Eine variable Zahl von Anlagen der 2. Federfolge, die weitgehend unabhängig sind von der 1. Federfolge.

Diese Federkomplexe können für die verschiedenen Zentren auch recht verschiedene Zusammensetzung nach der Anzahl ihrer Federindividuen aufweisen (s. Fig. 37). Selbst innerhalb eines einzelnen Anlagenzentrums brauchen sie nicht die gleiche Zahl von Anlagen aufzuweisen (s. Seitenwechselgebiete). Immer aber erweisen sie sich als Einheiten, die sich in ihrer Lage den Symmetrieverhältnissen des zugehörigen Zentrums vollkommen unterordnen, also wirklich eine Einheit darstellen. Diese Federkomplexe erinnern in mancher Hinsicht auch an gewisse Stellungsverhältnisse bei Säugerhaaren (z. B. Dreihaarstellungen).

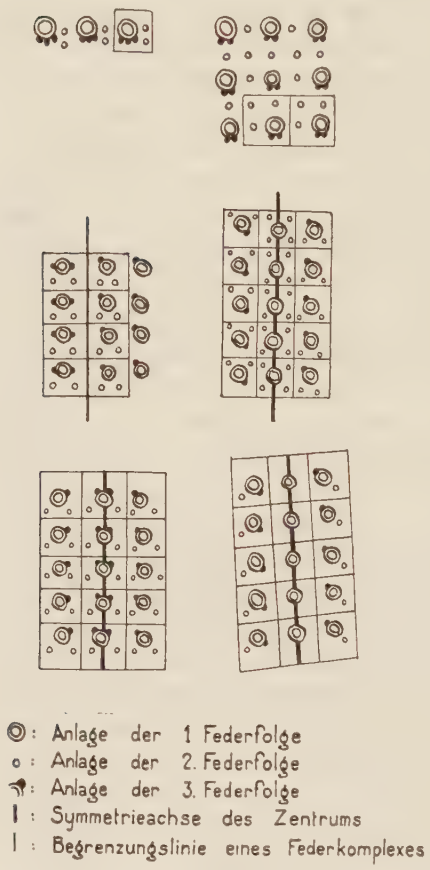


Fig. 37.
Beispiele von Federkomplexen.
Abgeleitet aus den beschriebenen Embryonalpterylosen.

Unsere Angaben könnten daher vielleicht auch aus diesem Grunde Gelegenheit bieten, auf das Problem der Ableitung Vogelfeder-Reptilienschuppe einzuwirken. Sie sind gewonnen aus der Beobachtung der ontogenetischen Verhältnisse verschiedener Vogelgruppen und beziehen sich demgemäss auf allgemeine Gesetzmässigkeiten der Federanordnung.

Wenn wir es versuchen, für die Ableitung der Vogelfeder von der Reptilienschuppe die nachfolgende Formulierung zu treffen, so sind wir uns wohl bewusst, dass es sich dabei bloss um eine rein hypothetische und vorläufige handeln kann.

Es besteht nach unserer Auffassung die Möglichkeit, einen ganzen Federkomplex (nach Definition) auf eine Reptilienschuppe zurückzuführen. Dabei muss aber zum vorn herein aus der zahlenmässigen Konstanz dieser Federkomplexe in ihrer ontogenetischen Verteilung über die Haut des Vogels auch auf eine zahlenmässige Schuppenkonstanz bei den für eine solche Ableitung in Betracht fallenden Reptilienformen geschlossen werden. Das läuft gleichzeitig auf die Forderung hinaus, für derartige Reptilienformen eine starke Beschränkung der Schuppenzahl überhaupt anzunehmen. Diese derart rückführbaren Federkomplexe wären gleichzeitig immer noch bipotente Hautstellen im Sinne von Blaszyk, die nach wie vor gewisse Schuppenpotenzen in sich schliessen könnten. Dadurch fänden die Beobachtungen von Blaszyk und seine Forderung der Bipotenz der Vogelhaut eine weitere Erklärung aus den Beobachtungen über die ontogenetische Entwicklung dieser Hautstellen.

Eine direkte, mehr oder weniger geradlinige und durch bestimmte Zwischenstufen theoretischer Art illustrierte Ableitung der Einzelfeder von der Reptilienschuppe zu geben, ist heute noch ein zu gewagtes Unternehmen, auf das wir uns nicht einlassen möchten.

B. **Rain-Flurenproblem, Symmetrie- und Achsenverhältnisse.**

Im letzten Abschnitt machten wir auf die Notwendigkeit der Einführung von neuen Bezeichnungen für die embryonalen Anlagenbezirke und auf die Unmöglichkeit der Verwendung der entsprechenden Bezeichnungen der adulten Pterylose aufmerksam. Es soll nun in einem besonderen Abschnitt auf diesen Fragenkomplex noch näher eingegangen werden.

Wie wir an Hand der Einzeldarstellungen erkennen konnten, entsprechen die embryonalen Anlagenbezirke der 1. Federfolge erst auf späten Stadien oder z. T. überhaupt nicht den Verhältnissen der erwachsenen Pterylose. Zu dieser Feststellung gelangt bereits S. Schaub (1907) durch seine Untersuchungen über die Pterylose der Ardeidennestlinge: „Angesichts des genauen Bildes des Federkleides erscheint es unmöglich, scharf umschriebene Abschnitte der Pterylose zu unterscheiden, da wohl bestimmte Stellen als Federfluren, andere wieder als Raine angesprochen werden können, hingegen eine genaue Grenze zwischen beiden sich nur in den

wenigsten Fällen ziehen lässt. Daraus erhellt aber die Unmöglichkeit, eine Einteilung in Fluren und Raine zum Ausgangspunkt der neuen Beschreibung zu machen" (p. 333). Genau die gleiche Schwierigkeit ergab sich für die embryonalen Verhältnisse.

Während nun aber Schaub für seine postembryonalen Untersuchungen als Ausgangspunkt der Pterylose ein „ursprünglich homogenes Federkleid mit geometrischer Anordnung der Elemente" annimmt, aus dem „einzelne Federgruppen stärker hervortraten und sich zu Konturfedern ausbildeten, während die übrigen Elemente das andere Extrem, die Dunen, lieferten" (p. 335), und danach den Differenzierungsgrad der Einzelfeder und den Grad der Geometrisierung als Einteilungsmerkmale für die Gliederung der Hautbezirke verwendet, können wir für die embryonalen Verhältnisse eine solche Einteilung nicht anwenden. Die Bezeichnung mit Zentren an Stelle von Fluren entspricht nach unserer Meinung besser der genetischen Betrachtungsweise, die wir durchgeführt haben. Sie umfasst zudem nicht nur die Pennae, sondern alle drei Federfolgen. Eine Schwierigkeit erhebt sich nur insofern, als wir auch für die zwischen oder innerhalb der Zentren übrigbleibenden, auf embryonalen Stadien auftretenden Lücken ebenfalls eine neue Bezeichnung einführen sollten; denn auch diese sind, wie wir im Laufe der Darstellung feststellen mussten, gewissen Veränderungen unterworfen (*Gallus:* „Mittelrain", *Vanellus:* „Mittelrain" und Scheitellücken, *Laridae:* wechselnde Grösse und Gestalt der verschiedenen Lücken im Scheitelzentrum). Wir möchten aber, um nicht allzu sehr von den gewohnten Bezeichnungen abzuweichen, uns damit begnügen, diese kleineren Unterschiede in der Ausbildung der Anlagenlücken gegenüber dem erwachsenen Zustand einfach durch Verwendung von Anführungszeichen (z. B. „Mittelrain") bei den entsprechenden Rainbezeichnungen hervorzuheben.

Aus den angegebenen Tatsachen geht auf jeden Fall mit Sicherheit das eine hervor, dass der Unterscheidung von Fluren und Rainen zum mindesten embryonal eine nicht mehr als oberflächlich ordnende Bedeutung zugemessen werden kann.

Ein zweiter Fragenkomplex, der mit diesem Rain-Flurenproblem in sehr engem Zusammenhang steht, bezieht sich auf die Symmetrieverhältnisse innerhalb der einzelnen Anlagenzentren. Jedes der angegebenen Zentren besitzt eine bestimmte Symmetrielinie, die weitgehend mit der Lage der ersten, auftretenden Federreihen

übereinstimmt. Auf diese Tatsache hat erstmals A. Holmes (1935) aufmerksam gemacht im Zusammenhang mit dem Versuch einer Erklärung der Symmetrieverhältnisse der adulten Federgestalt und des Federmusters. Sie gelangte zur Ansicht, dass der Ursprung der Symmetrie in der zuerst auftretenden Anlagenreihe der entsprechenden Federzone zu suchen sei. Diese ist einem Symmetriezentrum gleichzusetzen. Dadurch erhalten unsere Bezeichnungen der embryonalen Anlagenzentren einen nicht nur beschreibenden, sondern gleichzeitig auch wertenden Sinn, und es ergibt sich daraus nochmals eine neue Bestätigung für die allgemeine Verwendbarkeit dieses neu geschaffenen Begriffes. Aber nicht erst für die Entwicklung der adulten Feder, sondern schon innerhalb der embryonalen Veränderungen lassen sich die Auswirkungen dieser Symmetrieeinflüsse, wie wir bei der Untersuchung der 3. Federfolge bei *Gallus* fanden, feststellen (s. Definition der Federkomplexe und deren Symmetrieanordnung). Die dort festgelegten Symmetrielinien innerhalb der 3. Folge stimmen mit geringen Abweichungen genau überein mit den von A. Holmes aus den allerersten Anlagenreihen abgeleiteten und im adulten Federkleid z. T. wieder gefundenen Symmetriezentren. Die Richtung dieser Symmetrielinien läuft im allgemeinen der Körperachse parallel. Daraus zieht Holmes den Schluss, dass die Symmetrielinie in jedem Fall der zuerst auftretenden Anlagenreihe gleichzusetzen sei. Ich möchte demgegenüber weniger eine scharfe Linie, sondern eher eine schmale längsgerichtete Fläche als für die Symmetrieverhältnisse trennendes Gebiet (vergl. Seitenwechsel bei *Gallus*) annehmen, besonders für jene Zentren, in denen die ersten Anlagen nicht in einer Längsreihe, sondern vielmehr in einem breiteren Bereich miteinander auftreten. Vor allem die Verhältnisse im Kopfgebiet, die von A. Holmes nicht näher untersucht, sondern einfach als Fortsetzung des Nackengebietes gewertet wurden — was den Tatsachen nicht entspricht — sprechen für diese Annahme.

C. Reduktionsvorgänge bei der 1. und 2. Folge.

Neben den Verteilungs- und Symmetrieverhältnissen beanspruchen im Vergleich der beschriebenen Embryonalpterylosen vor allem auch die Reduktionserscheinungen der 1. und 2. Federfolge ein besonderes Interesse.

Die 1. Federfolge zeigt im allgemeinen bei den dargestellten Formen eine starke Übereinstimmung in ihrer Verteilung und in der Entwicklung ihrer Einzelanlagen. Und doch sind auch hier schon bei genauerem Vergleich Unterschiede zu beobachten, die, wenn sie in einen weiteren Zusammenhang hineingestellt werden, eine erhöhte Bedeutung erlangen können. Wir denken an unsere Angaben bei *Fulica atra*, die eine Differenzierung der Anlagen 1. Folge (vor allem im R.Z., B.Z. und Sch.Z.) in verschieden stark wachsende Anlagentypen nachweisen. Diese Differenzierung gleicht sich zwar später wieder aus. Eine ähnliche Differenzierung zeigt sich aber bei höher evoluierten Nesthockern (z. B. Star, Krähe) in viel extremerem Ausmasse, eine Angabe, die ich einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von Herrn Prof. A. Portmann entnehme, die mir im Manuskript zur Einsicht überlassen wurde. Wir werden am Schluss dieses Abschnittes noch ausführlicher auf diese Arbeit eingehen.

So liegt es nahe, bei *Fulica* erste Andeutungen einer derartigen Anlagendifferenzierung zu vermuten.

Eine entsprechende, allerdings sehr viel stärker wirksame Tendenz macht sich bei der 2. Federfolge geltend.

Bei den Galli, bei denen wir eine unvollständige Ausbildung der 2. Federfolge mit entsprechender Beschränkung auf bestimmte Hautbezirke (Flügel, Schwanz, Halsseite und Brustmitte) vorfinden, möchten wir die Vermutung aussprechen, es handle sich nicht um eine reduzierte, sondern um eine nicht über den ganzen Körper zur Ausbreitung gelangte 2. Folge. Wir finden auch tatsächlich keine Spur von Praeplumae ausserhalb der oben genannten Hautzonen. In den letzteren dagegen zeigt die 2. Federfolge eine vollkommen normale und vollwertige Entwicklungsstufe (s. auch postembryonal). Diese „unvollständige" Besetzung möchten wir in Zusammenhang bringen mit der auch anderenorts vertretenen Auffassung, dass es sich bei den Plumae und deren Vorläufern, die ja eine morphologische Einheit darstellen, um die phylogenetisch jüngere Stufe der Federentwicklung handelt. Damit steht zum mindesten nicht im Widerspruch, dass vor allem Flügel und Schwanz, d. h. die für die Flugfähigkeit frühzeitig beanspruchten Gebiete der Haut mit starkem und frühem Wachstum der endgültigen Schwung- und Steuerfederkeime, damit ausgestattet sind (vergl. Heinroth (1898), Steiner (1917), Blaszyk (1935)).

Die übrigen der beschriebenen Formen *(Vanellus, Fulica, Laridae)* zeigen alle eine vollständige Besetzung mit 2. Folge, wobei wir *Vanellus* als Vertreter mit maximaler Ausstattung (2. Folge *a* und *b*) in allen Zentren kennen lernten, bei dem keinerlei Reduktion anzutreffen ist. Er zeigt die an den Zustand der Galli direkt anschliessende Stufe der Praeplumaentwicklung, die ihrerseits in engem Zusammenhang steht mit der verzögerten Entwicklung der Flugfähigkeit während der Postembryonalzeit und mit der Entstehung eines ausgesprochenen, maximal entwickelten Nestlingskleides.

Bei *Fulica* einerseits und bei den Laridae andererseits finden wir wohl Ansätze zu dieser Entwicklung in verschiedenen Anlagenzentren; der ganze Körper wird mit 2. Folge ausgestattet; es treten aber frühzeitig die ausführlich besprochenen Reduktions- und Einwachsvorgänge auf, die wir als Gesamterscheinung als spezialisiertere Stufe der Entwicklung der 2. Federfolge werten möchten. Damit steht auch im Einklang, dass die bekanntlich in mancher Beziehung am stärksten an Nesthocker gemahnende Gruppe der Sterninae auch die stärkste Wachstumshemmung innerhalb der 2. Folge aufweist.

In diesem Zusammenhang möchten wir auch besonders auf die auffällige Ähnlichkeit dieser Entwicklungsvorgänge mit entsprechenden Veränderungen der Pterylose bei höher entwickelten Nesthockern aufmerksam machen, wie sie in der bereits erwähnten Arbeit von Herrn Prof. A. Portmann dargestellt werden. Danach zeigt sich im Vergleich der Embryonalpterylosen (1. Folge) von Star und Huhn eine weitgehende Übereinstimmung in der räumlichen Verteilung der Zentren, sodass sich unsere Feststellung einer starken Gleichartigkeit und Konstanz der 1. Folge auch über die Grossgruppe der Alectoromorphen hinaus bestätigt. Demgegenüber zeigt sich im zeitlichen Ablauf dieser Ausbreitungsvorgänge ein starker Unterschied, indem beim Star innerhalb von 2 Bruttagen alle wichtigen Zentren angelegt sind, während das Huhn die doppelte Zeit dafür benötigt. Sehr viel stärkere Unterschiede zeigen sich nun aber in der weiteren Differenzierung der Anlagen der 1. Folge. Schon am 8. Bruttag bleibt beim Star ein Grossteil der Anlagen der 1. Folge auf dem bis dort erreichten Papillenstadium stehen und nur in kleineren, genau umgrenzten Gruppen zeigt sich eine Entwicklung bis zu den gewöhnlichen Fadenstadien, die sich

beim Schlüpfen zu voll entwickelten Dunen entfalten. Die übrigen Anlagen werden in Epidermisvertiefungen eingesenkt und gelangen unter die Haut, und ihre Federfollikel schliessen sich durch zelluläre Wucherungen nach aussen ab. Wir finden hier also die entsprechenden Einwachs- und Reduktionsvorgänge in allerdings viel stärkerem Masse wieder, die wir bei *Fulica* für die 1. Folge antrafen und die bei den Lariden vorerst auf die 2. Folge beschränkt war. Vergleichen wir diese evoluierten Nesthockerzustände mit den zunächst unverständlichen Vorgängen bei den beschriebenen Alectoromorphengruppen, so könnten diese genannten Reduktionsvorgänge eine evolutive Wertigkeit (im Sinne Portmanns) von starkem Ausmasse besitzen; denn für sich allein betrachtet können diese Vorgänge innerhalb der 2. Folge nicht aus dem Endzustand der darauf folgenden Plumae verstanden werden (vergl. postembryonal). Es handelt sich um typisch transitorische Bildungen der Jugendformen (Definition Portmann), die ohne direkte Beziehung zur adulten Form sind und die wir als erste Andeutungen solcher Nesthockerzustände auffassen können.

Wir möchten auf diese Beobachtungen der 2. Folge ganz besonders nachdrücklich hinweisen, da unseres Wissens keine Angaben darüber bestehen, und da wir dadurch vor allem ein Mittel in die Hand bekommen, innerhalb sonst gleichartiger Pterylosen gewisse Entwicklungsreihen aufzustellen.

Fassen wir die Beobachtungen aus der Entwicklung der Pterylosen bei den untersuchten Gruppen zusammen, so lässt sich sowohl aus den Angaben über die 1. Federfolge, als auch aus denjenigen der 2. Folge eine bestimmte Entwicklungsreihe ableiten. Sie führt vom Zustand der Galli über die Stufe der Limicolen zu derjenigen Ontogenesenstufe, als deren Vertreter wir die Lariden gewählt haben. Innerhalb der letztgenannten Gruppe weisen mit Sicherheit die Sterninae die höher spezialisierte Pterylose auf. *Fulica* als Vertreter der Gruiformes steht abseits von dieser Reihe, schliesst sich in mancher Beziehung an die Galli an, hat aber frühzeitig eine eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die wohl in einzelnen Merkmalen auf anderem Wege zu ähnlichem Ziel geführt hat (Reduktion der 2. Folge).

Für die phylogenetische Bewertung des embryonalen und postembryonalen Dunenkleides ergeben sich wohl einige brauchbare Hinweise aus unserer Darstellung, obwohl wir uns nach wie vor

hüten müssen, allzu weitgehende Schlüsse zu ziehen, die den vorwiegend transitorischen Charakter der Dunenbildungen unberücksichtigt lassen. Nicht nur die Entwicklung der Einzelfeder, sondern auch die Entwicklung der ganzen Pterylose wird durch diese transitorischen Vorgänge wesentlich beeinflusst, sodass vielleicht durch eine weitere Analyse von embryonalen und postembryonalen Pterylosen unter Berücksichtigung dieses vorwiegend transitorischen Charakters des Dunengefieders ein besseres Verständnis der Bedeutung dieser spezialisierten Federformen angeregt werden könnte.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die vorliegende Arbeit gibt im I. Hauptteil eine ausführliche monographische Darstellung der Embryonalpterylosen von *Gallus domesticus*, *Vanellus cristatus*, *Fulica atra*, *Larus ridibundus* und *Sterna hirundo* als Vertreter der Grossgruppe der *Alectoromorphae* (im Sinne Gadow's).

Für dieses Hauptkapitel verweisen wir auf die kurzen Zusammenfassungen über die einzelnen Pterylosen auf pp. 218, 239, 261.

2. Im II. Hauptteil wird in gedrängter Form auf die Postembryonalpterylosen der gleichen Arten eingegangen (s. pp. 267, 278, 282, 287).

3. Aus der ausführlichen Darstellung, die sich vor allem mit der Anlagenverteilung befasst, ergibt sich, dass die Ausbreitung der Federanlagen über den Körper des Embryos erst in den Spätphasen einen gewissen Abschluss zeigt. Die Embryonalpterylose ist fortschreitenden Veränderungen unterworfen. Die für die adulte Pterylose üblichen Bezeichnungen (Raine und Fluren) lassen sich daher für die Frühpterylose nicht verwenden.

4. Die Versorgung der Haut mit Federanlagen erfolgt in drei verschiedenen Schüben, die wir als F e d e r f o l g e n bezeichnen. Unter einer Federfolge verstehen wir eine Gesamtheit von Federanlagen gleichen embryonalen Verhaltens, gleicher morphologischer Gestaltung und gleichen Schicksals.

Die drei Federfolgen werden folgendermassen charakterisiert:

1. Federfolge: Gesamtheit der auf der Haut zuerst auftretenden Praepennae. Es sind die Vorläufer der definitiven Pennae. Die 1. Federfolge zeigt bei den untersuchten Formen sehr einheitliches Verhalten.

2. Federfolge: Gesamtheit der zwischen den Praepennae auftretenden Praeplumae. Es sind die Vorläufer der definitiven Plumae (def. Dunen). Die 2. Federfolge zeigt

ein sehr variables Verhalten und nur geringe Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Federfolge.

3. Federfolge: Gesamtheit der schon embryonal auf den Follikelwülsten der 1. Federfolge auftretenden Prae-Filoplumae. Es sind die Frühstadien der Filoplumae (Fadenfedern). Die 3. Federfolge zeigt bei den untersuchten Formen ein einheitliches Verhalten und eine starke Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Federfolge in Bezug auf ihr erstes Auftreten, auf ihre Symmetrieverhältnisse und auf ihr Verhalten in der adulten Pterylose.

5. Die Entwicklung der Einzelfeder und die Übergänge Praepennae-Pennae, Praeplumae-Plumae, Prae-Filoplumae-Filoplumae werden dargestellt und der Nachweis gleicher Zahlenverhältnisse für embryonale und postembryonale Stadien wird erbracht.

6. Für die Verteilung dieser drei Federfolgen lassen sich als Einheiten höherer Ordnung Anlagenzentren und Anlagenfelder unterscheiden.

Ein Anlagenzentrum ist ein Hautbezirk, der in der Entwicklung vorauseilt, von dem die Anlagenverteilung für alle drei Federfolgen peripher ausstrahlend fortschreitet, der mit einer Symmetrieachse ausgestattet ist und in welchem die Lage und Grösse der Einzelanlagen bestimmten Gesetzmässigkeiten folgt.

Im Anlagenfeld treten die Federanlagen alle gleichzeitig auf und zeigen eine grosse Gleichartigkeit in ihrem weiteren Verhalten in Bezug auf Grösse und Ausgestaltung.

7. Es werden bei allen beschriebenen Formen die folgenden Zentren der Anlagenverteilung festgestellt:

1 hinteres Rückenzentrum (H.R.Z.);
1 vorderes Rückenzentrum (V.R.Z.);
2 Schwanzzentren (Schw.Z.);
2 Beckenzentren (B.Z.);
2 Scheitelzentren (Sch.Z.);
2 Schulterzentren (Schu.Z.);
2 Brustzentren (Br.Z.);
2 1. Schenkelzentren (1. Sche.Z.);

2 2. Schenkelzentren (2. Sche.Z.);
2 1. Flügelzentren (1. Flüg.Z.);
2 2. Flügelzentren (2. Flüg.Z.).

Bei *Gallus* findet sich noch jederseits ein Bauchzentrum (Ba.Z.). Bei *Vanellus*, *Fulica*, *Larus*, *Sterna* liegt an der entsprechenden Stelle je ein Bauchfeld.

8. Nicht nur die 1., sondern auch die 2. und 3. Federfolge zeigen zentrenmässige Verteilung ihrer Anlagen. Die Ausbreitung ist aber bei der 2. Folge beschleunigt und ihre Richtung steht im allgemeinen senkrecht zu derjenigen der 1. Folge.

9. Die Festlegung der Symmetrieverhältnisse der einzelnen Zentren geht auf die früheste embryonale Anlage der Zentren zurück. Die Symmetrieachse läuft meist zur Körperachse parallel; sie entspricht in ihrer Lage der 1. Anlagenreihe des entsprechenden Zentrums.

10. Den Anlagenzentren sind als Einheiten kleineren Ausmasses die Federkomplexe untergeordnet. Wir bezeichnen als Federkomplex eine Hautpartie, die folgende Vertreter der drei Federfolgen trägt:

a) Eine Anlage (und nur eine) der 1. Federfolge.

b) Eine bis mehrere Anlagen der 3. Federfolge, die in enger Verbindung mit der 1. Folge stehen und sich den Symmetrieverhältnissen des Zentrums unterordnen.

c) Eine variable Zahl von Anlagen der 2. Federfolge, die weitgehend unabhängig von den beiden anderen Federfolgen sind.

11. Dieser Begriff des Federkomplexes lässt sich in Beziehung setzen zu dem Begriff eines bipotenten Hautstückes nach Blaszyk (1935).

Es wird der Versuch unternommen, die aus der Untersuchung der Federkomplexe sich ergebenden Tatsachen im Problem der phylogenetischen Ableitung der Feder anzuwenden. Eine Ableitung der Einzelfeder von der Reptilienschuppe in morphologischer Beziehung wird nicht durchgeführt.

12. Die vergleichende Untersuchung der 2. Federfolge zeigt eine grosse Variabilität ihres embryonalen Verhaltens innerhalb der untersuchten Formenreihe.

Die Galli weisen eine noch unvollständige Besetzung der Zentren mit 2. Folge auf.

Vanellus dagegen zeigt eine maximale Verdichtung des embryonalen Gefieders der 2. Folge.

Fulica und die Laridae sind durch eine teilweise Reduktion und durch das Einwachsen der Anlagen der 2. Folge auf späten Embryonalstadien gekennzeichnet. Diese Erscheinung wird mit ähnlichen Vorgängen bei hoch evoluierten Nesthockern verglichen.

13. Die Entwicklung und Gestaltung des Erstlingsgefieders zeigt einen vorwiegend transitorischen Charakter (im Sinne PORTMANN's (1938)) dieser Bildung an.

14. Aus der Entwicklung der drei Federfolgen und aus der Verteilung der Anlagen in den beschriebenen Zentren lässt sich für die untersuchten Formen die nachstehende Stufenfolge ableiten:

Galli	Charadriidae Ralli	Larinae	Sterninae

Innerhalb der Laridae sind die Sterninae die höher evoluierten.

Aus der Betrachtung der Pteryloseverhältnisse ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit der Anordnung innerhalb der PORTMANN'schen Ontogenesenstufen.

LITERATUR

1928. Biedermann, W., *Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere.* Ergebnisse der Biol., 3. Bd.

1864. Blasius, J. H., *Zur Unterscheidung des Dunenkleides der Raubvögel.* Journ. of Ornith., Bd. XII.

1935. Blaszyk, P., *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und -Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion.* Morphol. Jahrb. 75.

1900. Burckhardt, R., *Der Nestling von Rhinochetus jubatus.* Nova Acta. Abh. der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LXXVII, Nr. 3.

1889. Davies, H. R., *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.* Morphol. Jahrb., Bd. 15.

1930. Desselberg, H., *Das Lipochrom der Vogelfeder.* Journ. f. Ornith., Bd. 78.

1912. Fehringer, O., *Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern.* Zool. Jahrb., Bd. 33, Syst.

1888. Fürbringer, M., *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

1891/93. Gadow, H., *Vögel, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Syst. Teil, Bd. VI., 4. Abt.

1933. Giersberg, H., und Stadie, R., *Zur Entstehung der gelben und roten Gefiederfarben der Vögel.* Ztschr. f. wiss. Biol., Abt. C., vergl. Physiol., Bd. 18.

1937. Goessler, E., *Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 44.

1907. Graul, W., *Zur Entwicklung von Vanellus cristatus.* Arch. f. Naturgesch., 73. Jahrg.

1909. Grosser, O., und Tandler, J., *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus Meyer)*, Jena 1909, Heft 9.

1928. Heinroth, O., *Die Vögel Mitteleuropas*, Bd. 3.

1898. —— *Über den Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel.* Sitz. ber. d. Ges. d. naturf. Freunde Berlin., Jahrg. 1898.

1935. Holmes, A., *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae.* Americ. Journ. of Anat., 56.

1907. Jones, L., *The Development of Nestling Feathers.* Laboratory Bulletin, Nr. 13, Oberlin College.

1900. Keibel, F., und Abraham, K., *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes.* 1900, Jena, Heft. 2.

1896. Keibel, F., *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder.* Erg. d. Anat. und Entw. gesch., 1896.

1877. Kerbert, C., *Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere.* Arch. mikrosk. Anat., Bd. XIII.

1888. Klee, K., *Bau und Entwicklung der Feder.* Zeitschr. ges. Naturw., Bd. LIX, 1886.

1892. Klinkowström, A., *Untersuchungen über den Scheitelfleck bei Embryonen einiger Schwimmvögel.* Zool. Jahrb., 1892.

1933. Kuhn, O., *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux's Arch. f. Entw. mech., Bd. 127.

1925. Lamont, A., *On the Development of the Feathers of the Duck during the Incubation Period.* Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Bd. 53.

1888. Landois, H., *Das Dunennestkleid der Vögel besteht nicht aus Dunen.* Zool. Anz., Bd. 11.

1892. Maurer, F., *Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen.* Morphol. Jahrb., Bd. XVIII.

1895. Meijère, J. C. H., *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* Morphol. Jahrb., Bd. XXIII.

1895. Nassonow, N., *Über die Pterylosis der Embryonen von Struthio camelus.* Zool. Anz., 1895.

1840. Nitzsch, Chr. L., *System der Pterylographie.* Herausgegeben von H. Burmeister, Halle, 1840.

1924. Noll, H., *Sumpfvogelleben.* Leipzig, 1924.

1934. Parsons, C. W., *Penguin Embryos.* British Antarctic (« Terra Nova ») Expedition, 1910. Zool., Vol. IV, Nr. 7, 1934.

1871. Pernitza, E., *Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen.* Sitz. Ber. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. LXIII, II. Abt.

1935. Portmann, A., *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoretica, Series A, Vol. I, Pars. 1-2.

1935. —— und Gerber, A., *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. Suisse de Zool., Tome 42, Nr. 2.

1934. Rezovska, L., *Der untere Eizahn der Vogelembryonen.* Arb. aus d. vergl.-anat. und exper.-zool. Inst. d. lettländ. Univ., 1934, Tome IV.

1908. Riddle, O., *The Cause of Production of Down and other down like Structures in the Plumages of Birds.* Bull. biol., Vol. XIV, 1908.

1907. Schaub, S., *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. d. Tiere, Bd. 25, Heft 2.

1914. —— *Das Gefieder von Rhinochetus jubatus und seine postembryonale Entwicklung.* Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges., Bd. IL, Abh. 2.

1912. —— *Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.* Verhandl. d. Naturf. Ges. Basel, Bd. XXIII.

1930. Steinbacher, G., *Entwicklung und Bau der roten Stirnpapillen bei Dunenjungen von Fulica atra.* Journ. f. Ornithol., Bd. 78.

1936. Steiner, H., *Über die äussere Gestaltung eines 15-tägigen Embryos des Emus, Dromiceius novae hollandiae (Lath.).* Rev. Suisse de Zool., Tome 43.

1917. —— *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jenaische Zeitschr., Bd. LV, Heft 2/3.

1930. Steinmetz, H., *Die Embryonalentwicklung des Blässhuhns (Fulica atra) unter besonderer Berücksichtigung der Allantois.* Morphol. Jahrb., Bd. 64, Heft I.

1869. Stieda, L., *Bau und Entwicklung der Feder.* Petersb. Med. Zeitschr., Bd. XVII.

1927/34. Stresemann, E., *Aves*, in Handbuch der Zoologie von W. Kükenthal, Berlin und Leipzig, 1927/34.

1873. Studer, Th., *Die Entwicklung der Feder.* Inaug.-Diss., Bern.

1878. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.* Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXX.

1887. —— *Embryonalentwicklung der Vögel.* In: Die Forschungsreise S. N. S. « Gazelle », 1874/76, Teil III.

1882. Waldeyer, W., *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn.* Beitr. zur Anat. u. Embryol., Festschrift f. Henle, 1882.

1901. Wohlauer, E., *Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome.* Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. 4, Heft 1, 1901.

1934. Woitkewitsch, A. A., *Beiträge zur Frage der Bedeutung les Federbalges für die sich entwickelnde Feder.* Biol. Zbl., Bd. 54, 1934.

Tafel 1.

Embryonalpterylose von Gallus domesticus.

1. Embryo vom 9. Bruttag.
2. Embryo vom 9. Bruttag, Dorsalansicht, die beiden Rückenzentren vereinigt, ein „Mittelrain" fehlt noch, Anlagen in regelmässigen Orthogonalreihen.
3. Embryo vom 11. Bruttag, „Mittelrain" im Rückenzentrum.
4. Embryo vom 11. Bruttag, Beckenzone, Flügel.

Embryonalpterylose von Gallus domesticus.

5. Embryo vom 11. Bruttag, Kopf- und Brustpartie.
6. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht.

Embryonalpterylose von Vanellus cristatus M.

7. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht, gut sichtbar der Skleralring und die Nickhautanlage.
8. Embryo vom 13. Bruttag, Dorsalansicht, deutlich erkennbar das V.R.Z., „Mittelrain".

Tafel 2.

Embryonalpterylose von Vanellus cristatus M.

9. Embryo vom 14. Bruttag, Seitenansicht, Vergrösserung der Zentren, Auftreten der 2. Folge.
10. Embryo vom 14. Bruttag, Dorsalansicht, deutlicher „Mittelrain", 2. Federfolge im H.R.Z. sichtbar.
11. Embryo vom 15½. Bruttag, Seitenansicht, starkes Wachstum der Anlagen der 1. Folge, dazwischen eingelagert die 2. Folge.
12. Embryo vom 15½. Bruttag, Scheitelzone, Verschmelzung der beiden Mittelabschnitte, Ausfüllung der Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif.

Embryonalpterylose von Fulica atra L.

13. Embryo vom 14. Bruttag, Kopf seitlich, erstes Auftreten der Kölbchenanlagen.
14. Embryo vom 21. Bruttag, Kopf von vorn, Ausbreitung und Entwicklung der Kölbchenanlagen.

Embryonalpterylose von Larus ridibundus L.

15. Embryo vom 11. Bruttag, Scheitelfläche, vorderer Scheitelfleck.

Embryonalpterylose von Sterna hirundo L.

16. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht, quadratische Ausbuchtung des Halsseitenrains, Dreieckslücke des Scheitelzentrums.

Tafel 3.

17. *Fulica atra* L., 17. Postembryonaltag, Auswachsen der Konturfedern, Missverhältnis zwischen den Ausmassen der Vorder- und Hinterextremitäten.
18. *Crex crex* L., Auswachsen der Brustkonturfedern (mit aufsitzenden Neoptilen).
19. *Larus ridibundus* L., 10. Postembryonaltag, Hervorbrechen der Handschwingen.
20. *Sterna hirundo* L., 10. Postembryonaltag.
21. *Sterna hirundo* L., 11. Postembryonaltag: Die 3 Federfolgen auf der Handfläche.
22. *Larus ridibundus* L., 12. Postembryonaltag, Entwicklung der 2. Federfolge: Pluma mit Praepluma aus der Rückenzone.

1

2

3

4

ER ALECTOROMORPHAE.

9

11

10

12

ER ALECTOROMORPHAE.

A. GERBER. — PTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.